

Neue beiträge zur morphologie der crustaceen
Carl Friedrich Wilhelm Claus

Google

n – C

[redacted]

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 11.545.
January 21. 1886.

Digitized by Google

NEUE BEITRÄGE

ZUR

MORPHOLOGIE DER CRUSTACEEN.

VON

C. CLAUS.

MIT 7 TAFELN.

WIEN 1885.
ALFRED HÖLDER,
K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
ROTHENTHURMSTRASSE 15.

Digitized by Google

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien, Tom. VI, Heft 1.)

Alle Rechte vorbehalten.

Digitized by Google

Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen.

Von

C. Claus.

(Mit 6 Tafeln.)

Seit der Publication meiner „Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems" ist unsere Kenntniss über diese formenreiche Thierclasse durch eine grosse Reihe werthvoller Forschungen, insbesondere über Organisation und Entwicklung ausserordentlich bereichert worden, ohne dass unsere Einsicht in die Stammesgeschichte der Gruppen — von den Decapoden abgesehen, für welche insbesondere Huxley's bekannte Arbeit über den Kiemenapparat Interessantes brachte — wesentliche Förderung erfahren hätte. Zwar wurden die Verwandtschaftsbeziehungen derselben vielfach discutirt und die zur Zeit herrschenden Ansichten über die Stammesentwicklung in diesem oder jenem Sinne besprochen, indessen ohne wesentlich neue Anhaltspunkte zu Tage zu fördern, welche einer Lösung der gestellten Probleme näher geführt hätten. Allerdings fehlte es auch nicht an Autoren, welche ohne oder mit nur ungenügender Kenntniss sowohl der zur Zeit vorliegenden empirischen Grundlage als der auf dieselbe gestützten Schlussfolgerungen Belehrung zu geben vermeinten und mit längst widerlegten Irrthümern als Ergebnissen ihrer Studien hervortraten, oder welche bereits abgeleitete Verallgemeinerungen für neu ausgeben und wiederum durch Aufnahme einseitiger und irriger Deductionen entstellen konnten.

Unter solchen Umständen halte ich es für zeitgemäss, theils um Rückschritten in der Beurtheilung der phylogenetischen Grund-

Digitized by Google

lage des Crustaceensystems vorzubeugen, theils um längst abgeleitete, aber nicht genügend beachtete Beziehungen in's Gedächtniss zurückzurufen, auf eine nochmalige Besprechung der Morphologie des Crustaceenbaues einzugehen, in der ich zwar Manches aus dem oben genannten wenig bekannt gewordenen Werke, wenn anch in anderer Verbindung wiederholen muss, aber auch eine Reihe neuer Beobachtungen und Gesichtspunkte vorzulegen hoffe.

Bekanntlich verdanken wir dem so hochverdienten französischen Zoologen H. Milne Edwards eine sehr detaillirte Terminologie [1]) des integumentalen Skelettes der Decapoden. Auch für die Gliedmassen und insbesondere die znm Dienste der Nahrungsbearbeitung in Verwendung kommenden Kieferfüsse hatte der berühmte Forscher eine Reihe von Bezeichnungen gebraucht, die seither in vielen Schriften späterer Autoren bald unverändert, bald mit geringen Modificationen angenommen worden sind. An den Kiefern und Kieferfüssen (gnathes), welche er der Reihenfolge nach als Protognath, Deutognath, Hexognath bezeichnete, unterschied er den Hauptast als Endognath, den Nebenast (palpe flagelliforme Latreille's) als Exognath und den complementären Ast (Flagellnm, fouet) als Epignath. Minder glücklich war der Terminus Mesognath, der für einen zwischen Endognath nnd Exognath gewissermassen eingeschalteten Ast, den nach aussen gerückten oberen Lobus des Endognath's angewendet wurde und daher keine weitere Beachtung fand. Die einzelnen Glieder des siebengliedrigen Endognaths wurden nach ihrer Reihenfolge von der Insertion znr Spitze als Coxognathit, Basignathit, Ischiognathit, Mesognathit, Carpognathit, Prognathit, Dactylognathit benannt.

An den mit den Kiefern als Gliedmassen homologen Beinen unterschied M. Edwards entsprechend ein inneres Bein, ein äusseres Bein und ein accessorisches Bein, die er conseqnenter Weise als Endopod, Exopod und Epipod hätte bezeichnen müssen, während er die Namen mit der für die einzelnen Glieder zu verwendenden Endnng „podit" bildete und die Termini Exopodit und Epipodit als gleichwerthig mit Exognath und Epignath gebranchte, die einzelnen Glieder aber wiederum ganz entsprechend den Gliedern des Endognaths als Coxopodit ... Dactylopodit bezeichnete. Der Ausdrnck Endopodit findet sich bei M. Edwards selbst nicht erwähnt, derselbe wnrde erst von seinen Nachfolgern in die

[1]) H. Milne Edwards: Observations sur le Squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la Morphologie de ces animaux. Annales des Sciences naturelles. 3. Série. Tom. XV, 1851.

Digitized by Google

Terminologie eingeführt und meist ganz im Sinne von Endognath angewendet.

In neuerer Zeit habe ich den Versuch gemacht, nachdem ich schon lange zuvor die nahe Beziehung der Malakostraken-Kiefer zu dem Phyllopodenfusse [1]) erkannt hatte, durch Vergleichung der Malakostraken-Gliedmassen mit den Extremitäten der Phyllopoden allgemeinere Gesichtspunkte für die Zurückführung der ersteren zu gewinnen und die verschiedenen Theile dieser Körperanhänge in einheitlicher Auffassung abzuleiten.[2]) Die Deutung der einzelnen Abschnitte, sowohl der Maxillen als der Spaltfüsse ergab sich naturgemäss von dem gemeinsamen Ausgangspunkt des Phyllopodenfusses, an welchem in gleicher Weise wie an den zweiästigen Extremitäten der Naupliuslarve folgende Abschnitte zu unterscheiden sind: Ein die zwei Grundglieder umfassender Stamm, ein die Gliederreihe des Stammes fortsetzender Hauptast oder Innenast (Ramus internus, R. i.), ein mehr auswärts dem zweiten Stammglied eingelenkter Nebenast oder Aussenast (R. e.). Dazu kommt bei den Phyllopoden noch ein dem Basalglied entspringender Kiemen- oder Epipodialanhang (Br.), der auch an den Spaltfüssen der Malakostraken vorhanden sein kann.

Als Typus einer sehr ursprünglichen Gliedmassenform wurde das Spaltfusspaar (späterer Kieferfuss des ersten Paares) der Protozoëalarve von Euphausia vorangestellt, wie überhaupt die Euphausiden als die in der Gestaltung der Kiefer und Schalenduplicatur, sowie der gesammten Entwicklung am meisten an ursprüngliche Verhältnisse anschliessenden Malakostraken betrachtet werden konnten.

Im Gegensatz zu einer dem speciellen Verhalten der Decapodengliedmassen entlehnten Determination schien diese allgemein giltige, für sämmtliche Extremitäten aller Crustaceen von der zweiten Antenne an bis zur Fächergliedmasse anwendbare Unterscheidung nicht nur berechtigt, sondern für das Verständniss des Specialfalles unerlässlich. Zudem liess sich leicht die von Milne Edwards vorgeschlagene Terminologie unter geringen Modificationen übertragen, indem der Endopodit dem Stamm nebst Innenast, der Exopodit dem Aussenast und der Epipodit einem geisselartig gestalteten Theil des Kiemenanhangs entspricht.

[1]) C. Claus: Zur Kenntniss der Malakostrakenlarven. Würzburger naturw. Zeitschrift, Tom. II, 1861, pag. 33.

[2]) Derselbe, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876, pag. 16, 17.

Wenn ich dieselbe seither nicht zur Anwendnng brachte, so lag dies znm Theil in dem Umstande begründet, dass die mit den gleichwerthig klingenden Namen bezeichneten Beinabschnitte morphologisch einen höchst nngleichen Werth haben, indem der erstere die Stammreihe der Glieder, die beiden andern unter einander selbst ungleichwerthige Seitenanhänge jener repräsentiren.

Dies Verhältniss scheint auch für Huxley[1]) den Anlass gegeben zu haben, den Begriff Endopodit anf den inneren Ast zu beschränken nnd für beide Glieder des Stammes die Bezeichnung Protopodit[2]) anzuwenden, allerdings im Widerspruch mit Milne Edwards' Terminologie, nach welcher der Protopodit, entsprechend dem Protognathe oder erstem Kieferpaar, das erste Beinpaar sein würde. Will man sich über die auf der Hand liegenden Widersprüche hinaussetzen und die M. Edwards'schen Namen znr Bezeichnung gleichwerthiger Gliedmassenabschnitte gebranchen, so wird die Huxley'sche Modification nothwendig sein. Der Protopodit würde dem cylindrischen Stamm, Endopodit der verlängerten Stammreihe (Glied 3 bis 7) oder dem Innenast, Exopodit dem Anssenast und Epipodit dem geisselartig umgestalteten Theil der Kieme entsprechen. Ich selbst werde den Ansdrnck Protopodit vermeiden und statt desselben nach wie vor die Bezeichnung „Extremitätenstamm“ (mit Basalglied [1] und Stammglied [2]) anwenden. Dagegen werde ich die übrigen „Termini“ in dem modificirten Sinne als gleichwerthig mit innern, änssern Ast und Nebenanhang zur Anwendnng bringen nnd in gleicher Weise auf Kiefer und Kieferfüsse, welche ja modificirten Beinpaaren entsprechen, übertragen.

Die Antennen des ersten Paares.

Die Vorderantennen können, wie ich bereits in meiner Arbeit über das Crustaceensystem[3]) dargelegt habe, nicht ohneweiters auf die Gliederungsform, welche für die übrigen Extremitäten

[1]) Th. Huxley, On the Classification and the Distribntion on the Crayfishes Proceedings of the Zool. Society of London 1878. — Derselbe: Der Krebs, eine Einleitnng in das Stndinm der Zoologie. Dentsche Ausgabe, Leipzig 1881.

[2]) J. E. V. Boas hält freilich in seinen „Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken“ (Morphologisches Jahrbnch, Tom. VIII, 1883, pag. 490) die Unterscheidnng des „Protopodits“ für „ganz willkürlich und wenig angemessen, indessen wohl ans dem Grnnde, weil er lediglich die Gliedmassen der ausgebildeten Malakostraken im Auge hat. Schon ein Blick auf die Spaltfüsse einer Zoëa, und vollends ein minder einseitiger, die niederen Formznstände ausschliessender Standpnnkt dürfte ihn wohl eines Besseren belehrt haben.

[3]) l. c. pag. 24.

Geltung hat, zurückgeführt werden, indem sie ursprünglich — und zwar noch bei sämmtlichen Entomostraken — eine einzige Gliederreihe repräsentiren. Wo diese Extremität einen oder mehrere Nebenäste erzeugt, geschieht solches secundär. „Der Vorgang, durch welchen die Bildung eines secundären, nicht mit dem äusseren oder Schwimmfussast zu verwechselnden Nebenastes eingeleitet wird, vollzieht sich überall in höchst einfacher und wesentlich übereinstimmender Weise, indem sich ein Glied in einen Fortsatz auszieht, der sich mit dem weiteren Wachsthum beweglich absetzt und mit einer späteren Häutung in zwei oder mehrere Glieder zerfällt.“ Diese Entstehungsweise der Nebengeisseln wurde mit der Bildung von geisselartigen Ausläufern an den Vorderbeinen von Apus verglichen. Auch bei Nebalia, dem Repräsentanten der Leptostraken, welche unter Bezugnahme auf eine frühere Arbeit [1]) den Ausgangspunkt dieser Betrachtungen zum Verständniss der Malakostrakencharaktere bildete, wurde auf diesen Nebenast am viergliedrigen Schafte der vorderen Antenne hingewiesen, der in diesem Fall eine borstenbesetzte Platte darstellt und seiner Gestalt nach an die Schuppe erinnert, welche das zweite Antennenpaar der meisten langschwänzigen Decapoden auszeichnet. Trotzdem finden wir in der neuerdings veröffentlichten Arbeit von Boas über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken, welche in gleicher Weise Nebalia zum Ausgang nimmt, die Behauptung ausgesprochen: „Ebenso wie andere Gliedmassen sind sie (die vorderen Antennen) zwar gewöhnlich zweiästig und beim ersten Anblick sieht es recht plausibel aus, den Schaft und Innenast als Endopodit, den Aussenast als Exopodit aufzufassen, was bisher auch immer geschah.“ Und nun wird in ausführlicher Deduction die mit meiner Darstellung übereinstimmende Beweisführung angetreten, dass dem nicht so sei und dabei noch auf die Figuren jener Arbeit verwiesen, an denen der Innenast noch nicht vorhanden oder als Fortsatz am Schaftglied in der Anlage begriffen ist.

War somit schon längst der Gegensatz in der Gestaltung und Gliederungsweise der vorderen als Sinnesorgane fungirenden Antennen zu den übrigen Gliedmassen festgestellt, so überrascht uns derselbe Autor von Neuem durch die Formulirung seiner Schlussfolgerung, dass die vorderen Antennen „am richtigsten gar nicht als Gliedmassen“, sondern „ebenso wie die gestielten Augen als gliedmassenähnliche Sinnesorgane aufgefasst werden

[1]) Vgl. C. Claus: Ueber den Bau und die systematische Stellung von Nebalia. Zeitschr. für wiss. Zool. Tom. XXII, 1872, pag. 325.

müssen". Nun bedarf es gewiss keiner weiteren Erörterung, dass die längst bekannten Abweichungen zwischen den vorderen Antennen und übrigen Extremitäten keineswegs zur Aufstellung dieses Satzes Berechtigung geben. Wohl aber sind andere, viel tiefer liegende Gründe vorhanden, welche gegen die vollkommene Homologie jener mit den gleichwerthigen Metameren zugehörigen Gliedmassen sprechen und auch bereits von mehreren Seiten in das rechte Licht gestellt worden. Es ergibt sich nämlich aus der Entwicklungsweise nicht nur der Crustaceen, sondern der Arthropoden überhaupt, dass der Körperabschnitt, welchem die vorderen Antennen (bei den Tracheaten sind nur diese Antennen vorhanden) angehören, mit den nachfolgenden Metameren keineswegs gleichwerthig ist, sondern wie bei den Anneliden Besonderheiten zeigt, welche ihm eine separate Stellung den Metameren gegenüber sichern. Schon der Kopfabschnitt des Annelidenkörpers[1]) mit seiner Scheitelplatte, über welcher die Anlagen der Fühler hervorsprossen, steht dem metamerisch gegliederten Rumpfe mit den Parapodien-Anlagen gegenüber, und nach den Ergebnissen, welche wir den zahlreichen Arbeiten über Entwicklungsgeschichte verdanken, erscheint die Auffassung wohl begründet, die vordere aus dem Scheitellappen gebildete Region des Arthropodenkopfes nebst Fühleranlagen dem Kopfabschnitt der Anneliden, alle übrigen Segmente des Arthropodenleibes, welchen die Gliedmassen vom zweiten Antennenpaare an zugehören, als gleichwerthige Metameren den Rumpfmetameren der Anneliden an die Seite zu stellen. Damit ist aber noch keineswegs die Berechtigung bewiesen, diese Antennen der Crustaceen als Träger der Geruchsorgane und eventuell der Gehörblase, von den Extremitäten auszuschliessen und mit den gestielten Augen, deren Entstehungsweise als abgeschnürte, die seitlichen Theile des Gehirns mit aufnehmende Seitenstücke des Kopfes ich längst sowohl für **Branchipus** als für die Podophthalmen[2]) in überzeugender Weise dargethan zu haben glaube,

---

[1]) B. **Hatschek**: Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien. Wien, Tom. I, 1878, pag. 73, 77, 112; ferner **Balfour**: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880, Tom. I, pag. 387.

[2]) Vgl. C. **Claus**: Malakostrakenlarven, 1863. — **Derselbe**, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von Apus und Branchipus. 1873, pag. 23. — **Derselbe**, Crustaceensystem, 1876, pag. 18. Merkwürdigerweise werden trotzdem von einzelnen Autoren und noch dazu von Forschern wie **Huxley** die Stielaugen zu den Gliedmassen gezählt, und zwar auf Grund der von **Edwards** ganz

als gliedmassenähnliche Sinnesorgane zusammenzustellen. Die Antennen entwickeln sich am Kopfe als selbstständige Erhebungen, welche im weiteren Verlaufe neue Gliederungen gewinnen, die Augenstiele als Abschnürungen der Seitentheile des Kopfes selbst mit nachfolgender Abgliederung des Basalstückes. Unter solchen Verhältnissen wird es meines Erachtens den gegenwärtig vorliegenden Erfahrungen am besten entsprechen, die Vorderantennen nach wie vor als Gliedmassen zu betrachten, sich dabei aber bewusst zu sein, dass dieselben keinen Leibessegmenten, sondern dem auf ein solches nicht zurückführbaren Vorderkopf entsprungen sind, dessen Seitentheile sich als gliedmassenähnliche, zu Stielaugen werdenden Anhänge beweglich abschnüren können, und dass diese Gliedmassen auch eine andere Form der Gliederung, als die Extremitäten der als Metameren aufzufassenden Leibessegmente durchlaufen.

Die Frage über das Verhältniss der vorderen Antennen zu den Gliedmassen der Körpersegmente steht im Zusammenhang mit dem Problem von der phylogenetischen Beziehung der Anneliden und Crustaceen und von dem Verhältniss der primären Annelidenfühler zu den Parapodien. Dieses Problem ist schon öfter aufgeworfen und besprochen, zur Zeit aber noch keineswegs in zufriedenstellender Weise behandelt worden. Was die Crustaceen anbetrifft, so glaube ich wohl zuerst auf Grund der bei Phyllopoden und Entomostrakenlarven bekannt gewordenen Innervation der hinteren Antennen vom unteren Schlundganglion aus das zweite Paar der Antennen als ursprünglich präorales Gliedmassenpaar in Abrede gestellt und auch mit Rücksicht auf die mit dem dritten Gliedmassenpaare (Mandibel) der Naupliusform übereinstimmende Gliederung als Gliedmasse eines Metamers in Anspruch genommen zu haben.

Für die Beurtheilung aber der metameren Gliedmassen des Arthropodenleibes im Vergleich zu den Parapodien der Anneliden würde das Verhältniss zu erörtern sein, in welchem die jüngsten Larvenformen beider Thierkreise, die Naupliusform zur Lovén-schen Larve oder Trochophora stehen. Ich werde später auf diese Frage zurückkommen und dieselbe zu beantworten versuchen.

---

unzureichend beschriebenen Monstrosität einer am Auge sich erhebenden, antennenähnlichen Extremität.

[1]) Vgl. C. Claus: Zur Kenntniss der Organisation der Daphniden. Zeitschr. für wiss. Zool. 1876, pag. 379, ferner Lehrbuch der Zoologie, 4. Aufl., pag. 518.

Digitized by Google

Die hinteren Antennen.

Für das Verständniss der Malakostrakengliedmassen ist es von Bedeutung, dass die hintere Antenne[1]) im Larvenzustande mancher Malakostraken, wie z. B. Euphausia, den Bau einer Entomostrakengliedmasse wiederholt, indem sie auf einem zweigliedrigen Stamm zwei lange Aeste „als Anlagen der Geissel und lanzettförmigen Platte" (Schuppe) trägt. (Fig. 1.) Im Wesentlichen findet sich dieselbe Gestalt auch an den Antennen der Protozoëalarven von Penaeus[2]), sowie Sergestes und Lucifer.[3]) Hier besitzt der die Schuppe erzeugende Aussenast bereits eine Gliederung, so dass im Antennenbau der Protozoëa eine grosse Uebereinstimmung mit dem des zweiten Gliedmassenpaares des Nauplius besteht. Dazu kommt die übereinstimmende Ausmündungsstelle der bei Entomostraken und Malakostraken vorhandenen Antennendrüse am Basalgliede dieser Extremität, bei der Naupliuslarve vor dem grossen Kieferbaken (Branchipus), bei den Malakostraken meist auf einer kleinen zapfen- oder stielförmigen Erhöbung.

Die Unterscheidung eines vier- oder fünfgliedrigen Schaftes und einer vielgliedrigen Geissel bezeichnet ein secundäres, und auch nicht einmal für alle Malakostraken giltiges Verhalten, welches sich dadurch erklärt, dass die zwei oder drei proximalen Glieder des Innenastes die nachfolgenden an Umfang und Stärke überwiegen und daher, gewissermassen als Schaftglieder assimilirt, zu den beiden primären Stammgliedern hinzutreten, so dass die durch kurze und schmale Ringe bezeichnete Geissel nur einem Theil des Innenastes oder Endopoditen entspricht. Nicht selten sind jedoch beide Abschnitte nicht scharf von einander abgesetzt oder überhaupt gar nicht unterscheidbar, besonders dann, wenn die

---

[1]) Ray Lankester, welcher auch die Arthropodengliedmassen mit den Anhängen der Anneliden für homolog hält, hat in seiner Abhandlung: „Appendages and nervous system of Apus cancriformis." Quarterly Journal of mikroskopical science vol. XXI, 1881, die schon früher von ihm ausgesprochene Ansicht, nach welcher auch das vordere Antennenpaar der Crustaceen einer postoralen Gliedmasse entspreche, durch den Ursprung des Antennennerven aus dem Schlundring bei Apus cancriformis zu begründen versucht. Es bedarf keiner weiteren Ausführung, dass diese Form der Abzweigung des Nerven nicht den Ursprung der Nervenwurzel in Ganglíengruppen des Gehirns widerlegt, daher in keiner Weise beweisend ist.

[2]) Vgl. auch Fritz Müller: Verwandlung der Garneelen. Archiv für Naturg. 1863, sowie Für Darwin. Leipzig 1864 etc., ferner Claus, Crustaceensystem.

[3]) W. K. Brooks: On Lucifer, a Study in Morphology. Philos. Transactione of the Royal Society of London, 1882.

Antenne kurz bleibt und nur eine geringe Gliederzahl, etwa sechs bis acht Glieder besitzt.

Es kann aber auch der Fall eintreten, dass der Schaft durch die beiden primären Schaftglieder repräsentirt bleibt und somit die mehr oder minder ausgeprägte Geissel dem Endopoditen entspricht, so im Jugendzustand und auch am Geschlechtsthier von Hemioniscus balani [1]), ferner an den Antennen von Apseudes. [2])

Der Aussenast oder Exopodit bleibt bei den Stomatopoden, Schizopoden und langschwänzigen Decapoden in der Regel als Schuppe erhalten, die dann stets am zweiten Glied des Schaftes entspringt und so den primären Theil desselben abgrenzt. Bei den Brachyuren und Arthrostraken fehlt dieselbe oder ist doch nur ausnahmsweise erhalten.

Eine solche Ausnahme trifft unter den Arthrostraken für die Tanaidengattung Apseudes zu, deren hintere Antenne einen schuppenförmigen Exopoditen trägt. In diesem Falle hat sich auch für den Antennenschaft die primäre Form des für die Entomostraken und oben genannten Zoëen charakteristischen zweigliedrigen Stammes erhalten. Der Nebenast fehlt auch schon an der hinteren Antenne von Nebalia, deren Schaft durch Assimilirung des ersten Endopoditengliedes dreigliedrig wird.

Selten wie bei den meisten Hyperidenweibchen fällt die Antenne als Gliedmassenanhang aus, in welchem Falle wir an Apus und die Cirripedien unter den Entomostraken erinnert werden; indessen habe ich für die Phronimiden den Nachweis geführt, dass das Grundglied der Antenne mit der Drüsenmündung wenn auch nicht beweglich vom Integument abgesetzt, als gewölbter Vorsprung erhalten bleibt, und somit in die Bedeckung des Segmentes gewissermassen eingezogen erscheint. Auch bei den Bopyridenweibchen wird die zweite Antenne rudimentär, beziehungsweise wie bei Bopyrus Virbii [3]) auf einen Höcker reducirt. Bei den Entonisciden werden in beiden Geschlechtern hintere und vordere Fühler rückgebildet, welche letztere auch beim Männchen als ungegliederte Stummel nachweisbar bleiben.

---

[1]) Vgl. Buchholz: Ueber Hemioniscus balani. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Tom. XVI.

[2]) C. Claus: Ueber Apseudes Latreillii etc. Arbeiten des zool. vergl. anat. Institutes Wien. Tom. V, 1884.

[3]) Vgl. Walz: Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien und der zool. Station in Triest. Tom. III.

Die Mandibeln.

Ueber die Entstehuug uud morphologische Zurückführuug der Mandibelu uud ihres Tasters ist mau schou seit langer Zeit vollständig im Klaren. Schou seit 25 Jahreu darf der schou von Rathke aufgestellte Satz durch meiue auf Copepoden[1]) bezüglichen Uutersuchungeu als bewiesen gelten, dass der Kautheil dieser Gliedmasse aus dem Coxalglied derselben hervorgewachsen ist und somit lediglich dem basalen Gliede eiuer Extremität entspricht. Es muss daher die Sachkuudigen überrascheu, wenu ein jüngerer Autor[2]) noch im Jahre 1883 allen Ernstes deu Beweis beizubringen für nöthig erachtet, dass das Corpus maudibulae „nicht, wie es vielfach behauptet wird, durch eine Concrescenz mehrerer Glieder entstauden" sei und diesen Beweis iu der Mandibel uebst Palpus eiues Calaniden gefuuden zu habeu glaubt, an welcher der Nebenast des Tasters als Exopodit am ersten Glied des Palpus, also dem zweiteu Gliede des Endopodits eutspringe, daher das Mandibel-Corpus wirklich dem ersten Glied desselbeu entsprecheu müsse! Das für die Copepoden Nachgewiesene gilt iu gleicher Weise für die Phyllopoden, Ostracoden und Malakostrakeu (Nauplius).

Im Speciellen gestaltet sich die Form der Kaufortsätze, sowie die besoudere Bezahuung der Maudibel nach Lebensweise und Ernährung so ausserordeutlich verschieden, dass es den Rahmen eiuer allgemeineu Betrachtung überschreiten würde, auf diese Besonderheiteu näher eiuzugeheu. Nur das mag für die kauendeu Mandibel als höchst charakteristisch hervorgehobeu werden, dass sich die Bezahnuug der rechteu und linkeu Seite nicht in völlig übereinstimmeuder Weise gestaltet uud gelegentlich eiue sehr ausgeprägte Asymmetrie beider Mandibeln zu Tage tritt.

Die ursprüngliche Form der dritteu zur Mandibel werdendeu Gliedmasse ist ohne alle Frage im Naupliusstadium am vollständigsteu erhalten uud erscheiut als genaue Wiederholung der vorausgehenden, mit zweigliedrigem Stamm und zwei Aesten verseheueu Gliedmasse, welche die hiutere Auteuue liefert. In der Gestaltnug der drei Extremitäteupaare, die sich im wesentlicheu uuverändert bei Naupliusformeu der verschiedeneu Entomostraken

---

[1]) C. Claus: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv für Naturgeschichte, 1858. — Derselbe, Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863. pag. 25, 26, 76, 78. — Derselbe, Crustaceensystem, l. c. pag. 16.

[2]) J. E. V. Boas: Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken, l. c. pag. 494.

Google

und Malakostraken wiederfinden, werden wir nrsprüngliche Eigenschaften dieses Larvenzustandes anzuerkennen haben und dieselben anch als den ältesten Crnstaceentypen eigenthümlich voraussetzen dürfen. Aus diesem Grnnde, sowie mit Rücksicht auf die bereits bedentend abweichende Gestaltung der auf die Mandibeln folgenden Gliedmassen der Phyllopoden, welche seit langer Zeit allgemein als die ältesten Crustaceen betrachtet und dann später von E. Haeckel zur Ableitung auch der Malakostraken herangezogen waren, vermochte ich für diese Crnstaceenabtheilung den Werth als Stammgruppe nicht anzuerkennen, umsoweniger, als die Phyllopoden eine tasterlose (dementsprechend schon bedentend veränderte) Mandibel und hinter derselben zwei überans reducirte Maxillen besitzen. Ich nahm daher, zumal auch abgesehen von der Gliedmassenform die Gleichwerthigkeit anderer äusserer Körpertheile (Schale, Schwanzende) und innerer Organe (Auge, Antennendrüse, Schalendrüse, Herz) bei Malakostraken und Entomostraken nicht zu bezweifeln stand, die hypothetische Gruppe der Urphyllopoden zu Hilfe, denen nicht nnr eine dem Nauplius entsprechende Gestaltung der vorderen zweiästigen Gliedmassenpaare, sondern auch als Wiederholung derselben zweiästige, jenen ähnliche, von den Lappenfüssen der Phyllopoden verschiedene [1]) Beinpaare zugeschrieben wurden. In diesem Zusammenhang fasste ich auch die ausgesprochen lamellöse Form des Exopoditen am Phyllopodenfusse als eine spätere erst mit der mehr localisirten Athmung an der Innenlamelle der Schalenduplicatnr, sowie an dem neu auftretenden Kiemenanhange des Basalgliedes der Extremität entwickelte Modification auf.

Nun ist allerdings die Benennung dieser alten Crustaceen-

[1]) C. Clans: Crustaceensystem, l. c. pag. 17. „Demnach würden wir zu dem gewiss nicht nnberechtigten Schlnsse geführt, dass die Extremitäten der Stammkrebse, üher deren Ban nns leider die ältesten paläontologischen Crustaceenreste der Zeit keine Ausknnft geben, keineswegs echte hlattförmige Phyllopodenfüsse waren, sondern den Gliedmassen von Nauplius ähnlich, eine Annäherung an die Spaltfüsse zeigten, welche nun nm so leichter in einseitiger Streckung der Aeste, den sich nach einer anderen Richtnng mehr flächenhaft gestaltenden Phyllopodenfüssen gegenüber ihr Eigenthümlichkeiten aushilden konnten. Betrachten wir die Protozoëalarven der Enphausia anf die Besonderheiten ihrer Gliedmassen, so lernen wir hier in der That in dem einzigen Spaltfusspaar (erster Kieferfuss) eine zwischen Spaltfüssen nnd Phyllopodenbeinen die Mitte haltende Gliedmassenform kennen, die uns möglicherweise auf die Art nnd Weise, wie wir nns die Gliedmassen der Urphyllopoden zu denken hahen, zurückweist.“ Vergl. ferner l. c. pag. 100.

gruppe als „Urphyllopoden" keine glückliche gewesen, da sie die irrthümliche Vorstellung involvirt, als handle es sich im Grunde doch nur um alte Phyllopodentypen, denen eben nur eine andere Bezeichnung gegeben worden sei. Auf diese Weise erklärt es sich, dass man ohne Rücksicht auf die von mir für Kiefer und Gliedmassen dargelegten Unterschiede nach wie vor die Phyllopoden als Stammgruppe der Crustaceen betrachten und mich selbst als Vertreter dieser Auffassung anführen konnte. Ein neuerer Autor glaubte sogar ganz kürzlich, ohne auf die Ergebnisse der seitherigen Untersuchungen die geringste Rücksicht zu nehmen, als Hauptergebniss seiner eigenen Arbeit den Satz aufstellen zu können: „Die Malakostraken sind von Phyllopoden, unter denen die Gattung Nebalia am nächsten mit ihnen verwandt ist, abzuleiten." In diesem Falle kam noch das völlig missverstandene Verhältniss von Nebalia, für deren Deutung als Phyllopoden die alten, auf ungenügender Basis aufgestellten Anschauungen von M. Edwards als massgebend betrachtet wurden, zur Verstärkung des Irrthums hinzu.[1]) Um ähnlichen Missverständnissen für die Zukunft vorzubeugen, werde ich die hypothetische Stammgruppe der Crustaceen nicht mehr als Urphyllopoden, sondern als Protostraken bezeichnen.

Eine Reihe von Merkmalen, wie die gestreckte Körperform und gleichmässige Wiederholung der zahlreichen Körpersegmente, das Vorhandensein eines vielkammerigen Rückengefässes, einer gleichartigen Ganglienkette, dürften von den Protostraken auf die Phyllopoden übergegangen sein und sich in einzelnen Gattungen, wie Branchipus als ursprüngliche Charaktere am vollständigsten erhalten haben. Die Gliedmassen aber besassen eine mehr gleichmässige, indifferente Gestaltung, denen von Nauplius ähnlich. Die Mandibeln und Maxillen, ebenso wie die nachfolgenden Extremitäten waren wenig modificirte Wiederholungen der Gliedmasse zur Seite des Mundes (zweite Antenne).

Als eine später entstandene, von den Protostraken verschiedene, aber von denselben in gleicher Weise wie die Entomostrakenordnungen abzuleitende Formengruppe wurde die hypothetische Abtheilung der Urmalakostraken als specielle Stammgruppe der Malakostraken aufgestellt und ein eingehenderes

[1]) Ich meine hier die mehrfach citirte Arbeit von Boas, für welchen Ergebnisse der neueren Crustaceenliteratur überhaupt nicht zu existiren scheinen oder doch höchstens in Abbildungen bestehen, auf welche dieser Autor hier und da zum Belege seiner Ansichten hinweist.

Bild von der allgemeinen Gestaltung und Organisation derselben entworfen, welches auch jetzt noch nach zahlreichen inzwischen gewonnenen Erfahrungen seinem vollen Inhalte nach aufrecht erhalten werden muss.[1])

Für die Mandibel dieser zu den Malakostraken führenden Stammgruppe dürfte mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die aus dem Basalglied hervorgewachsene Kieferlade an Stelle des verloren gegangenen zweiästigen Fusses der Protostraken einen einästigen (wohl dreigliedrigen) Taster trug.

Wenn die Verwerthung der Nauplius Extremitäten als ursprünglicher Gliedmassenformen und somit auch die Beschaffenheit des zweiästigen Tasters, wie ihn die Metanaupliusform an ihrer Mandibel trägt, als Charakter der Protostraken grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, so ist doch damit die bisher meist im Sinne Fr. Müller's beantwortete Frage, ob der Naupliusform als solcher ein phyletischer Werth zukommt und den Protostraken (Urphyllopoden) eine Stammgruppe der Naupliaden vorausgegangen ist, nicht im Entferntesten entschieden. Wir werden auf dieselbe in einem späteren Capitel zurückkommen.

---

[1]) C. Claus: Crustaceensystem, l. c. pag. 23. Als Charaktere dieser muthmasslichen Crustaceengruppe wurden das Vorhandensein einer in der Maxillarregion entspringenden, der Entomostrakenschale gleichwerthigen Schildduplicatur, sowie einer einfachen Fächerplatte (Telson) mit einbezogenen Furcalästen vorausgesetzt. Die Seitenaugen sassen auf beweglichen Stielen. Die vorderen Fühler waren Träger von Sinnesorganen, die hinteren, wahrscheinlich bereits mit Schuppenanhang (Exopodit), Bewegungsorgane. An der Mandibel war der zweiästige Fuss (der Urphyllopoden) durch einen einästigen (wohl dreigliedrigen) Taster ersetzt. Hinter demselben fand sich die Unterlippe in Form der Paragnathen. Dann folgten zwei aus Beinpaaren hervorgegangene Maxillarpaare von noch grösserem Umfang und vollständigerer Gliederung als bei den jetzt lebenden Malakostraken, mit Kieferladen am Stamm, mehrgliedrigem Taster (Endopodit) und schwingender Branchialplatte (Exopodit). Es folgte der achtgliedrige, mit gleichgestalteten, Kiemensäckchen tragenden, spaltfüssigen Beinpaaren versehene Mittelleib (secundäre Mittelleib) und das sechsgliedrige Abdomen mit ebensoviel zweiästigen Pleopoden und Fächerplatte (7 Segment d. Abd.). Auf das bereits durch secundäre Ganglien verstärkte Gehirn folgte eine langgestreckte Bauchkette mit Ganglien in sämmtlichen Segmenten. Die Speiseröhre bildete bereits als Vormagen einen hinteren erweiterten Abschnitt mit Cuticularbewaffnung. Ein nach vorne gerichteter und zwei (ventraler und dorsaler) nach hinten dem Darm entlang verlaufende Leberschläuche sassen jederseits am Anfange des Chylusdarms. Der Afterdarm mündete an der Ventralseite der Fächerplatte. Ein vielkammeriges Herz pulsirte an der Dorsalseite des Chylusdarmes. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen lagen am drittletzten, die männlichen am letzten Segmente des Mittelleibes.

Digitized by Google

Die Paragnathen.

Die Mandibeln werden bei zahlreichen Crustaceen nach der Region der Maxillen hin durch eigenthümliche Lippenbildungen begrenzt, welche nicht [1]) wie die Unterlippe der Hexapoden auf ein Gliedmassenpaar zurückzuführen sind, obwohl sie mit demselben ihrem Aussehen nach verwandt zu sein scheinen und selbst einen ladenartigen Abschnitt gesondert zeigen können (Apseudes). Ich habe dieselben früher als Paragnathen bezeichnet, und wegen des Mangels eines besonderen Ganglions angenommen, dass sie als selbstständige Erhebungen ähnlich der freilich unpaaren Oberlippe entstanden sind. Paarige Paragnathen treten nicht nur allgemein bei den Malakostraken, sondern auch in einzelnen Entomostrakengruppen wie bei Ostracoden (Halocypris) und Copepoden auf, scheinen aber auffallender Weise den Phyllopoden ganz zu fehlen. Ob die auch bei Copepoden und Ostracoden bekannt gewordene Unterlippenbildung, welche in Verbindung mit der Oberlippe zur Begrenzung eines die Mandibeln aufnehmenden röhrenförmigen Mundkegels verwendet werden kann, den Paragnathen der Malakostraken morphologisch entspricht, mag vorläufig dahingestellt bleiben; jedenfalls aber sind die Paragnathen in den verschiedenen Malakostrakenordnungen gleichwerthige Organe und auf eine schon der gemeinsamen Stammgruppe zugehörige Unterlippe zurückzuführen. Dass dieselbe in keinem einzigen Falle im Kreise der Phyllopoden constatirt werden konnte, spricht neben so zahlreichen anderen Argumenten gegen die Ansicht derjenigen Autoren, welche noch immer die Phyllopoden als Stammformen zur Ableitung sowohl der Entomostrakenordnungen, als auch der Malakostraken in Anspruch nehmen.

Allerdings muss ich bemerken, dass am vorderen Maxillenpaare von Apus eine Bildung vorkommt, die als eine nach hinten umgeschlagene Unterlippe gedeutet werden könnte (Fig. 2). Es sind die kleinen Vorderlappen der Maxillen (L'), von welchen die grösseren bezahnten Kauladen (L") freilich nur theilweise bedeckt werden. Jene als obere Laden aufgefasste Gebilde sind aber hinter dem Munde durch ein gemeinsames häutiges Zwischenstück verbunden, an welchem sich ein dicht behaarter, jederseits von einer Reihe quergestellter kurzer Stachelborsten umsäumter Wulst erhebt. Denkt man sich diese kleinen median verbundenen Vorder-

[1]) In dieser Hinsicht hat mich Brooks völlig missverstanden, wenn er mir die Ansicht zuschreibt, dass die Paragnathen Gliedmaesen gleichwerthig seien. Vgl. W. K. Brooks: On Lucifer, l. c. pag. 94.

läppchen von den kräftigen Maxillarlappen getrennt und nach vorn umgeschlagen, so würde man eine an die Paragnathen erinnernde Unterlippe erhalten. Indessen handelt es sich doch im Hinblick auf den Mangel ähnlicher Lippen bei den übrigen Phyllopodengattungen nur um eine den Paragnathen ähnliche Bildung, die kaum als Ausgangspunkt zur Ableitung derselben verwerthet werden könnte.

Unter allen Malakostraken besitzen die Paragnathen bei Euphausia den grössten Umfang. Die nochmalige nähere Untersuchung belehrte mich über ein Verhältniss, welches bisher allen Beobachtern entgangen war und, wie ich glaube, die Bedeutung dieser Anhänge ausreichend aufklärt.

Die Paragnathen sind hier grosse ladenartige Lappen, deren schwach ausgebuchteter Innenrand mit feinen Härchen besetzt ist und an der Basis mittelst einer kielartig erhobenen Querbrücke lippenartig verbunden ist. (Fig. 4.) Jeder Lappen steht aber in continuirlichen Zusammenhang mit der Vordermaxille der entsprechenden Seite und erscheint als dessen untere, medialwärts abgezogene Lade.

Nach diesem Befunde halte ich es für wahrscheinlich, dass die Paragnathen der Malakostraken ihrem Ursprung nach zu den vorderen Maxillen gehören und deren nach vorn gerückte, selbstständig gewordene Basal-Laden repräsentiren. Bei allen übrigen Malakostraken, deren Mundtheile ich untersucht habe, ist der unmittelbare Zusammenhang mit den Maxillen aufgehoben und die Beziehung dieser zu den Paragnathen nicht mehr erkennbar. Bei den Mysideen liegen dieselben noch sehr nahe der Medianlinie und erscheinen deutlich zweilappig, bei den Decapoden rücken sie meist etwas weiter auseinander; überall aber sind sie mit längeren und kürzeren nach dem Munde gerichteten Härchen besetzt und durch Muskeln abducirbar. In einzelnen Fällen (Apseudes) kann sich ein Seitenstück desselben ladenähnlich absetzen.

Für die Richtigkeit der versuchten Zurückführung spricht auch die Gestaltung der vordern Maxillen und ihrer Theile, die seither nicht völlig zutreffend beurtheilt wurden. Doch hat schon Boas, ohne das nachgewiesene Verhältniss der Paragnathen zu kennen, aus der Zugehörigkeit der Fächerplatte (Exopodit) zur untern Maxillarlade gefolgert (Fig. 5 a), dass diese nicht an dem Basalgliede, sondern an dem zweiten Gliede sitze, während die obere oder äussere Lade auf das untere Glied des Palpus zu beziehen sei. Diese von Thysanopus und Euphausia auf die beiden Laden der vordern Maxille aller Malakostraken übertragene

Deutung steht im vollsten Einklang mit der Zurückführung der Paragnathen auf die losgelöste Lade des Basalgliedes der Maxille und erhält mit derselben erst ihre Ergänzung und Erklärung.

Die Maxillen.

Die Zweizahl der Maxillenpaare ist ein nicht nur für die Entomostraken, sondern für sämmtliche Malakostraken durchgreifender Charakter. In keinem mir bekannten Falle wird die Zweizahl überschritten, während allerdings eine Reduction dadurch eintreten kann, dass das zweite der Anlage nach vorhandene[1]) Maxillenpaar verkümmert (Cladoceren). Ausnahmsweise können Endopodit und Exopodit des zweiten Kieferpaares durch selbstständigen Ursprung getrennt sein, so dass an Stelle des zweiten Maxillenpaares zwei scheinbar selbstständige als „Kieferfüsse" bezeichnete Gliedmassenpaare treten können (Copepoden). Bei den Phyllopoden sind beide Maxillen stets zu einfachen Kauladen reducirt, und zwar die vordere in geringerem Masse als die hintere, welche bei den Cladoceren nur noch im Embryo nachweisbar ist und später rückgebildet wird.

Die Maxillen der Malakostraken erscheinen weit mehr entwickelt als die Phyllopodenkiefer; auch ist umgekehrt das vordere Paar einfacher gestaltet und wohl stets ohne Exopodit, der sich am zweiten Paare nicht selten als Fächerplatte erhält. Unter solchen Verhältnissen können die Phyllopoden[2]) unmöglich, wie Haeckel und A. Dohrn annehmen, als Ausgangspunkt zur Ableitung der Malakostraken verwerthet werden.

Dieser für das Verhältniss von Phyllopoden und Malakostraken wichtige Charakter, auf welchen ich wiederholt aufmerksam gemacht habe, ist von einzelnen Forschern unbeachtet geblieben, beziehungsweise durch unrichtige Deutungen entstellt worden. So glaubt Ray Lankester[3]) bei Apus hinter der

[1]) C. Claus: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Archiv f. Naturg. 1858. Fig. 47.

[2]) Ich gebrauche nach wie vor die Bezeichnung „Phyllopoden" für die ganze Ordnung, den Namen „Branchiopoden" für die Unterordnung. Freilich hat man mir diese Aenderung als argen Verstoss gegen die herkömmliche Unterscheidung zum Vorwurf gemacht, ohne jedoch zu bedenken, dass der im Ausdruck Phyllopod enthaltene Begriff den Beinformen der übrigen Entomostraken und Malakostraken gegenüber weit zutreffender ist, zumal der Besitz eines Kiemenanhanges auch anderen mehr specialisirten Beinformen eigenthümlich sein kann.

[3]) Ray Lankester: Appendages and Nervous System of Apus cancriformis. Quarterly Journal of Mikrosk. Science 1881, pag. 356, Taf. XX. Fig. 6.

Maxille ein Kieferfusspaar mit Lade (Endopodit) und Kiemenanhang unterscheiden zu können und Packard[1]) acceptirt den Irrthum bereitwillig als Thatsache. Offenbar haben beide Autoren meine in der Abhandlung über Apus und Branchipus gegebene Darstellung der Mundwerkzenge dieser Phyllopodengattungen nicht genügend berücksichtigt oder für unrichtig gehalten, dagegen die verfehlte ältere Beschreibung Zaddach's, welcher auch Gerstäcker folgte, zu Grunde gelegt. Die Gliedmasse, welche Ray Lankester als Kieferfuss bezeichnet, entspricht dem von Zaddach als Thoracalfuss gedeuteten cylindrischen Fortsatz in Verbindung mit der medialwärts von demselben gelegenen zweiten Maxille. Auf diese Weise werden ein Protopodit (Endopoditlade) und eine Branchie künstlich zu Stande gebracht, von denen freilich Packard für die amerikanischen Apus-Arten nur die letztere bestehen lässt, da hier „die Lade (Endite) fehle". Ganz gewiss ist aber auch in diesem Falle die Lade, das heisst die zweite Maxille, vorhanden, während der vermeintliche Kiemenanhang dem schlauchförmigen Integnmentalfortsatz entspricht, an dessen Ende ich die Mündung der Schalendrüse nachgewiesen habe (Fig. 3). Die letztere Beziehung scheint sowohl Ray Lankester als Packard völlig entgangen zu sein. Auch bei den übrigen Branchiopoden liegt die Mündungsstelle der Schalendrüse an der lateralen Seite der zweiten Maxille, ohne freilich auf eine schlauchförmige Erhebung des Integuments zu rücken. Dass die letztere bei Apus als ein Theil des Kiefers betrachtet werden kann, gestehe ich bei dem Zusammenhang derselben mit der Lade gern zu; damit ist aber weder die Zurückführung jener als Branchial- oder Epipodialanhang, noch auch die Deutung der Gliedmasse als Kieferfuss gerechtfertigt, durch welche ein ganz neues, allen übrigen Phyllopoden fehlendes Element aufgenommen sein würde. Auch Apus hat ebenso wie Artemia, Branchipus, Estheria, Limnadia etc. seine zwei Maxillenpaare, von denen das hintere mit dem zur Ausführung der Schalendrüse dienenden schlauchförmigen Fortsatz in Verbindung steht.

Der Mangel eines Mandibulartasters und die Reduction der beiden Maxillenpaare, wie wir sie ganz allgemein bei den Phyllopoden antreffen, schliesst diese in so zahlreichen anderen Eigenschaften an ursprüngliche Verhältnisse erinnernde Entomostraken

[1]) A. S. Packard: On the Homologies of the Crustacean Limb. American Naturalist. October 1882. — Derselbe, Morphology of Phyllopoda. A Monograph of North-American Phyllopod Crustacea. Washington 1883, pag. 387, Taf. XXXI, Fig. 3.

als Ausgangspunkt zur Ableitung der Crustaceen aus. Dagegen weist die fussähnliche Gestaltung, welche die Mundesgliedmassen der Malakostraken und vieler Entomostraken auszeichnet, auf eine gemeinsame Stammgruppe hin, deren Mandibeln und Maxillen eine mehr indifferente Form, besassen und führt zu der Annahme der Protostraken (Urphyllopoden). Da die Mundesgliedmassen (Mandibeln und zwei Maxillen) keinen als Kieme fungirenden Epipodialanhang tragen, glaubte ich als wahrscheinlich annehmen zu können, dass die am Coxalglied der Extremitäten anhaftenden Branchialschläuche als spätere auf die thoracalen Gliedmassen beschränkte Bildungen zu deuten seien.

Allerdings lassen sich gegen die Richtigkeit dieser Auffassung mehrere Einwände erheben, welche theils die noch näher zu berührende Vorstellung von der genetischen Beziehung der Crustaceenkiemen zu den Kiemen der Dorsibranchiaten (Polychaeten) betreffen, theils auf der Maxillengestaltung einiger Crustaceengruppen, vor Allem der Calaniden und Pontelliden, gegründet sind. In diesen Copepodenfamilien [1]) erscheint die Maxille als Wiederholung der beiden vorausgehenden zweiästigen Nauplius-Gliedmassen mit der Modification, dass sie ausser der Kaulade des Grundgliedes meist noch zwei kleinere Lobi am nachfolgenden, die beiden Aeste (Endopodit und Exopodit) tragenden Abschnitt entwickelt hat. Als einen neu hinzutretenden Theil besitzt sie aber noch an der Aussenseite des Gliedes eine fächerförmige, mit Borsten besetzte Platte, welche bei der Bewegung der Maxille die Strudelung verstärkt und morphologisch einem Branchialanhang gleichwerthig aufzufassen ist, der zwar nicht direct zur Athmung dient, jedoch als Athemplatte die Unterhaltung der respiratorischen Wasserströmung fördert. Man wird diesen basalen Fächer an der Copepoden-Maxille als Epipodialplatte zu bezeichnen haben und sich vorstellen können, dass die Entwicklung eines solchen Anhanges am Basalglied der Extremität dem Auftreten einer wahren Kieme vorausging, welche aus demselben nach Verlust der Borsten, wenn auch erst an den später folgenden Gliedmassenpaaren, hervorgegangen sein dürfte. Die Kieme neben dem Epipodit als eine zweite selbstständige Bildung des Grundgliedes aufzufassen, scheint mir wegen der schwierigen Erklärung des ersten Auftretens weniger annehmbar, obwohl beiderlei Formen von Anhängen an Phyllopodenbeinen (Branchipus, Artemia)

[1]) Vgl. C. Claus: Freilebende Copepoden, pag. 27, Taf. XXVI, Fig. 5, Taf. XXVIII, Fig. 8.

neben einander vorkommen können. Ich möchte mich vielmehr der auch durch das Verhalten der Decapoden unterstützten Ansicht zuneigen, dass Epipodit und Branchialanhang morphologisch nicht anseinander zu halten sind und dass in ähnlicher Weise, wie die Kieme in der Fächerplatte einen Vorläufer hatte, aus dem sie im Wechsel der Function hervorging, diese wiederum zu einem schwingenden Anhang zurückgebildet werden kann.

Um die Maxillen der Malakostraken richtig zu beurtheilen, hat man, wie ich dies bereits früher gethan habe, von den Zuständen auszugehen, in welchen sich beide Kiefer am vollständigsten als modificirte Beine präsentiren. Solche finden sich an den Larven der Euphausiden, Penaeiden und Sergestiden[1]) (Lucifer, Acetes, Sergestes), überhaupt bei denjenigen Malakostraken, welche noch ein freies Nauplius- und Protozoëa-Stadium durchlaufen.

Die vordere Maxille, bei allen Malakostraken nach Umfang und Gliederung mehr als die nachfolgende des zweiten Paares reducirt, besteht in diesem Falle aus zwei Kauladen, aus einem zwei-, drei- oder mehrgliedrigen Palpus (Endopodit) und einem borstenrandigen Fächeranhang (Exopodit). Von einer Kieme oder Epipodit ist bislang keine Spur nachgewiesen worden. Bei Euphausia (Fig. 5 a b), und dasselbe gilt auch für Thysanopus, wird die obere Lade (L. 5) auf das dritte Kieferglied zu beziehen sein, da die als Exopodit zu deutende Fächerplatte an der Region der unteren Lade entspringt (Fig. 5 a). Boas hat aus diesem von ihm zuerst bei Thysanopus beobachteten Verhalten für die vordere Maxille sämmtlicher Malakostraken geschlossen, dass die untere Lade derselben dem zweiten Gliede, die obere dem dritten Gliede angehöre, und dass noch ein ladenloses Grundglied bestehe, welches bei Thysanopus in seiner äusseren Partie eine derbe Beschaffenheit habe, an der inneren dagegen dünnhäutig und weich wie eine Gelenkhaut sei. Diese Deutung, deren Richtigkeit zunächst für Euphausia bereits durch die oben nachgewiesene Beziehung der Paragnathen als selbstständig gewordene Lade des Grundgliedes der Maxille unterstützt wird, hat denselben Autor aber zu der nicht genügend begründeten Annahme veranlasst, dass in besonderen Fällen auch am Grundglied eine neue Lade (Lacinia fallax) hervorwachsen könne. Eine solche wird insbesondere für die Amphipoden zu Hilfe genommen, um den seither, wie mir scheint, voll-

[1]) C. Claus: Crustaceensystem l. c. Taf. I, Fig. 5, 6, 8, 9; Taf. II, Fig. 4, 5; Taf. IV, Fig. 4, 5.

kommen richtig gedeuteten zweigliederigen Palpus als obere, dem dritten Gliede zugehörige Lade zu denten und der Amphipodenmaxille einen eigentlichen Palpus abzusprechen, zumal dessen Lage mit Rücksicht auf die Cumaceen und insbesondere die Tanaiden-Gattung Apseudes eine rückwärts gewendete sein müsse.

Selbstverständlich kann die Aehnlichkeit des zweigliedrigen Tasters mit einer Lade, weil dieselbe eventuell auf secundärer Anpassung beruht, nicht als Beweisgrnnd herangezogen werden und noch weniger die mehr als problematische Vorstellung von der phylogenetischen Ableitnng der Edriophthalmen aus einer Mysisartigen Stammform, auf die ich später noch zurückkommen werde.

Was die dem Exopoditen gleichwerthige Fächerplatte anbelangt, welche ursprünglich zur Verstärkung der Wasserströmung wesentliche Dienste geleistet haben mag und später in ihrer Fnnction von dem entsprechenden Fächer der zweiten Maxille abgelöst wurde, so geht dieselbe bei allen Malakostraken (die Euphausidengruppe ausgenommen) verloren und es bleibt ausser den Kieferladen nur ein zweigliedriger oder auch einfacher Palpus zurück, der, wie bei den Isopoden, in manchen Fällen völlig ausfallen kann.

Anch für die Beurtheilung des zweiten Maxillenpaares ist Euphausia die beste Ausgangsform, da die ursprüngliche Gestaltung am vollkommensten am Kiefer derselben erhalten und die für die Decapodenkiefer charakteristische Specialisirnng noch nicht durchgeführt erscheint. Ich habe auf dieses Verhältniss zwar schon in meinem Versuche [1]) der genealogischen Ableitung der Crustaceengruppen Rücksicht genommen, komme hier aber auf dasselbe nochmals zurück, theils weil meine Darstellung von späteren Autoren unbeachtet blieb, theils weil ich bei nochmaliger Revision der Beobachtungen einiges Bemerkenswerthe zu ergänzen habe.

Die zweite Maxille der Euphausialarve gleicht ganz auffallend einem Phyllopodenbein ohne Kiemenanhang. Die breite Platte repräsentirt vornehmlich den Stamm der Extremität mit vier Ladenfortsätzen, von denen die zwei unteren dem Basalglied, die zwei oberen dem zweiten Gliede angehören (Fig. 6). Der Endopodit ist lediglich durch eine einfache borstenbesetzte Lamelle repräsentirt, während der Exopodit als schmale Lamelle

[1]) C. Claus: Crustaceensystem l. c. pag. 34, Taf. I, Fig. 6 und 9; Derselbe, Schizopodenlarven, etc.

den Aussenrand des zweiten Stammgliedes in ganzer Länge bekleidet. Die Aehnlichkeit mit einem Phyllopodenbein wird noch durch eine zweite Borstenreihe an der Innenseite der Lappen verstärkt. Im Wesentlichen erhält sich nun diese Kieferform mit mehr oder minder ausgesprochenen Variationen in allen Gruppen der Thorakostraken, am wenigsten verändert bei den Mysideen, deren Lade am Basalglied oft (Siriella) ungetheilt bleibt und an den Basallappen des Phyllopodenbeines erinnert (Fig. 9). Dagegen zeigt der Endopodit eine grössere Streckung und ausgesprochene Zweigliederung.

Im Vergleich zu der vorderen Maxille von Euphausia tritt eine veränderte Lage der Laden zu einander und zur Fächerplatte hervor, indem die höher entspringende Lade die vorausgehenden von aussen überlagert (Fig. 7, 8), die Fächerplatte aber der inneren, das heisst dem Körper zugewendeten Seite angehört (Fig. 8). Daher erhält man ein nicht ganz gleiches Bild, je nachdem man die Gliedmassen von der inneren oder äusseren Seite darstellt (Fig. 8, 9) und findet die Ungenauigkeiten der seither gegebenen Abbildungen, in welchen jenes Verhältniss nicht ausreichend berücksichtigt wurde, wohl begreiflich. Ganz ähnlich verhält sich die etwas vereinfachte Lade der Cumaceen[1]) (Diastylis), deren borstenlose Fächerplatte ebenfalls der inneren Seite zugewendet liegt. Bei Apseudes und den Tanaiden ist die Reduction noch grösser und die Fächerplatte kaum noch als Rudiment nachweisbar.

Bei den Stomatopoden (Squilla) zeigt die entsprechende Maxille eine auffallend abweichende Gestalt (Fig. 10), die sich durch den Ausfall des Exopodits und secundäre Lappenbildung am Aussenrande der drei oberen Glieder erklärt. Das Basalstück entsendet nur einen Ladenfortsatz, während das zweite Glied deren zwei entwickelt. Dann folgt der zweigliedrige Endopodit mit seinen fächerartigen Aussenlappen, unter denen ein kleiner dritter Fächerlappen am oberen Ende des Stammes liegt, welcher zur Deutung als reducirter Exopodit Anlass geben konnte. Dass die letztere Auffassung unberechtigt ist, ergibt sich aus den von mir[2]) beschriebenen Entwicklungsphasen des Alima- und Erichthusstadiums, welchen dieser Anhang ebenso wie die beiden Fächerlappen am Endopodit

[1]) Vergl. G. O. Sars: Beskrivelse af de Paa Fregatten Josephines Expedition fundne Cumaceer. Stockholm 1871. Taf. II, Fig. 9 und 9'.

[2]) C. Claus: Die Metamorphose der Squilliden. Göttingen 1871. Taf. II, Fig. c', Taf. IV, Fig 18 c.

(Palpus) fehlen. Es handelt sich demnach um secundäre Neubildungen, von denen die dritte rudimentär bleibende die beiden grösseren oberen wiederholt und um so weniger als Exopodit gedeutet werden kann, als dieser Extremitätentheil schon sehr frühzeitig auftritt.

Dagegen bewahren die langschwänzigen wie kurzschwänzigen Decapoden den Typus weit vollständiger, und zwar in ganz charakteristisch modificirter Gestalt.

Sehr allgemein sind die vier Kauladen des Stammes erhalten — von Ausnahmen, wie z. B. Sergestes und vielen Garneelen abgesehen. Der Endopodit ist durch einen gestreckten, im Larvenalter zwei-, drei- oder mehrgliedrigen Palpus vertreten und der Exopodit eine mächtige, halbmondförmige geschwungene Platte mit einem vorderen und hinteren Lappenfortsatz geworden, deren Function zur Regulirung der Wasserströmung im Kiemenraum erst bei den Decapoden specialisirt erscheint, da es bei den Mysideen noch der Epipodialanhang des vorderen Kieferfusses ist, welcher die Wasserströmung im vorderen Raume der Schalenduplicatur unterhält.

Bei den Edriophthalmen erfährt die zweite Maxille durch den Ausfall von Palpus und Athemplatte, sowie durch Verminderung in der Zahl der Laden eine Reduction, die bei den Amphipoden am vollständigsten ist.

Indessen dürfte auch die dem Phyllopodenfusse ähnliche Gestaltung, wie sie diese Gliedmasse bei den ausgebildeten Euphausiden zeigt, keineswegs die ursprüngliche Form zum Ausdruck bringen, die wir gewiss richtiger in den Protozoëalarvenstadien dieser Schizopoden, sowie der Sergestiden und Penaeiden zu suchen haben.

Die Gründe für diese Ansicht liegen nicht nur in dem Umstand, dass die Larvenform an sich ein primitiveres Verhalten der Organe erwarten lässt, sondern in der grossen Uebereinstimmung der Mundesgliedmassen dieser Larven mit den Gliedmassen der Naupliusform, als deren Wiederholungen an den auf die Mundregion folgenden Metameren jene zu betrachten sind (Fig. 11, 12). Die ansehnlichere Streckung des Innenastes der Maxillen mit seiner ganz ähnlich wie dort gestalteten Borstenbewaffnung, die wenn auch gedrungene, aber noch nach vorn gerichtete Lage des Exopoditen, welcher noch nicht die lamellöse Form und eigenthümliche Fächerstellung seiner Borsten ausgebildet hat, weisen darauf hin, dass die beiden Maxillenpaare ursprünglich den Naupliusglied-

massen des zweiten und dritten Paares ähnlich gestaltet waren, und dass die lamellöse und verkürzte Form des ausgebildeten Malakostrakenkiefers mit seinen Laden und lamellösen Anhängen erst auf secundäre Anpassungen zurückzuführen ist, ähnlich wie sie bei den Phyllopoden an den nachfolgenden Gliedmassen des Mittelleibes und Hinterleibes zu der dieser Entomostrakengruppe eigenthümlichen Form des Phyllopodenfusses geführt haben, den man irrthümlich als den ursprünglichsten Formzustand betrachten konnte, und wie am vordern Maxillarfusse zahlreicher Garneelen das Basalstück die breite borstenbesetzte Fächerform gewinnt. Dagegen beruht die lamellöse Fächerform des Exopoditen auf einer Reduction der ursprünglichen Form nach Rückbildung der Gliederung, ähnlich wie auch bei den Decapoden der Nebenast der zweiten Antenne aus dem Zustand der gegliederten Geissel in die einfache Plattenform der borstenbesetzten Schuppe übergeführt wird. Als Uebergangsform des gegliederten Geisselastes und der breiten, nach rückwärts verlängerten Fächerplatte erscheint der Exopodit am zweiten Maxillarpaare von N e b a l i a besonders bemerkenswerth, und auch am ersten Maxillenpaare dieser Gattung verdient der peitschenförmig verlängerte vielgliederige Exopodit, welcher nach rückwärts umgebogen als eine Art Putzfuss für das Innenblatt der Schalenduplicatur fungirt, als eine ursprünglichere Form des Aussenastes volle Beachtung.

Auf diese durch das ähnliche Verhalten der nachfolgenden Extremitäten verstärkte Argumente habe ich bereits in meiner Monographie des Crustaceensystems die Ansicht gestützt, n a c h w e l c h e r d i e P r o t o s t r a k e n a u c h a n d e r p o s t o r a l e n R e g i o n s p a l t ä s t i g e G l i e d m a s s e n t r u g e n, welche ihrer Form nach Wiederholungen der Naupliusgliedmassen waren und zwischen den gelappten Phyllopodenfüssen und den Spaltfüssen der Schizopoden die Mitte hielten. Das Verhalten der Kiefer und Beine bei den C o p e p o d e n und O s t r a c o d e n steht mit dieser Ansicht, durch welche die Bedeutung der P h y l l o p o d e n als Stammkrebse zurückgewiesen wird, in vollem Einklang. Beide Entomostraken-Ordnungen sind durch die beinartige Gestaltung von zwei Maxillarpaaren ausgezeichnet, jene insbesondere durch die Auflösung des Maxillenpaares in zwei Aeste, welche als äussere und innere Maxillarfüsse unterschieden werden, diese durch den Besitz von umfangreichen „Athemplatten", die morphologisch fächerförmigen Exopoditen entsprechen und auch an dem vorausgehenden Mandibularfuss (C y p r i s, C y t h e r e), sowie an dem nachfolgenden

Beinpaar (Halocypriden) auftreten können.[1]) Gleichwohl konnten noch in jüngster Zeit die Ostracoden als eine Gruppe der Branchiopoden betrachtet werden, in vollständiger Verkennung des Werthes der zahlreichen, diesen Crustaceen eigenthümlichen Charaktere, welche eine Zusammenstellung von Ostracoden und Phyllopoden in engerem Verbande nicht minder unhaltbar erscheinen lassen als die alte Lophyropodenordnung Latreille's, in welcher Ostracoden, Cladoceren und Copepoden vereinigt waren. Auch innerhalb der Ostracoden hat sich die Umgestaltung der ursprünglichen Gliedmassenform ähnlich wie bei den kleineren Phyllopoden nach zwei Richtungen vollzogen; in dem einen Falle bildete sich die Extremität (und schon die Maxille) zu einer mehr flächenhaft gelappten Form des Phyllopodenfusses aus (Asterope, Cypridina), im andern gestaltete sie sich zu einem mehr gestreckten Greif- und Kriechfuss um (Halocypriden, Cypris etc. — Polyphemiden).

Die Brustfüsse.

Bei den Malakostraken folgen auf die beiden Maxillenpaare am Mittelleib acht Gliedmassenpaare, welche ich früher bereits den Diagonopoden und Pereiopoden Westwood's gegenüber als eine zusammengehörige Gruppe von Extremitäten nachgewiesen und als „Thoracalfüsse" [2]) unterschieden habe. Dieselben können untereinander gleichgebildet (Euphausiden) oder die vorderen, beziehungsweise die zwei, drei oder fünf vorderen Paare als „Kieferfüsse" in den Dienst der Nahrungsaufnahme einbezogen sein. Selbstverständlich steht der Begriff „Kieferfuss", welcher eine Beziehung zur Function ausdrückt, nicht im Gegensatz zu der

[1]) Vergl. die Arbeiten von W. Zenker, Fr. Müller und C. Claus, insbesondere Crustaceensystem l. c. pag. 91—100, Taf. XVII und XVIII. In dem neuerdings erschienenen, das reichhaltige Material der Challenger Expedition behandelnden Werke von Brady 1882: „Report of the Ostracoda", finden wir absolut keinen neuen verwerthbaren Gesichtspunkt, sondern lediglich eine Beschreibung von Schalen und von Hartgebilden der Gliedmassen. Zudem hat der Verfasser die neuere Literatur über Cypridina, Asterope, Halocypris gänzlich unbeachtet gelassen, deren Berücksichtigung ihn wohl von einem so fundamentalen Fehler bewahrt haben würde, die männlichen Sexualeigenthümlichkeiten von Cypridina (vergl. C. Claus: Cypridina stellifera. Zeitsch. für wiss. Zool. Tom. XXIII) zur Aufstellung einer neuen Gattung „Crossophorus" zu verwerthen.

[2]) C. Claus: Crustaceensystem l. c. pag. 6 und 7. Vergl. auch die über Acanthosoma gegebene Darstellung, sowie den betreffenden Holzschnitt pag. 37.

lediglich morphologischen Bezeichnung „Brustfuss", der eben seinem Gebrauche nach als Kieferfuss, Greiffuss, Gehfuss, Schwimmfuss gestaltet sein kann. Es ist deshalb eine ebenso überflüssige als unlogisch begründete Neuerung, wenn Boas in der Meinung, in der bisher üblichen Nomenclatur eine „wesentliche Schwäche" entdeckt zu haben, einen gar nicht vorhandenen Gegensatz zwischen Kieferfuss (physiologisch) und Thoraxfuss (morphologisch) schafft, um für beide eine neue Bezeichnung als „Rumpffüsse" oder „Kormopoden" zu gebrauchen.

Die Kieferfüsse sind eben nichts Anderes als die vorderen, nach dem Munde gerückten Thoracalfüsse, und der vordere Fuss einer Assel wird nicht als erster Thoracalfuss, sondern als erster Fuss der sieben freibleibenden Brustsegmente, der von Anceus als erster Fuss der fünf freibleibenden Brustsegmente unterschieden, ebenso wie der scheerentragende Vorderfuss eines Decapoden nicht als erster Thoracalfuss, sondern als erster Gehfuss zu bezeichnen ist. Weder die Arthrostraken werden durch sieben, noch die Decapoden durch fünf Paare von Brustfüssen, sondern beide durch den Besitz von acht Paaren von Brustfüssen charakterisirt, von denen eben in jenem Falle ein, in diesem Falle drei Paare zu Kieferfüssen Verwendung finden.

Zur Begründung der Zusammengehörigkeit dieser acht Gliedmassenpaare hat Boas[1]) genau dasselbe wiederholt, was ich in meinem Crustaceensystem verwerthet habe, in erster Linie das Verhalten der acht phyllopodenähnlichen Gliedmassen von Nebalia, freilich von seinem Standpunkte durchaus inconsequent, da er diese Gattung noch immer als Phyllopoden betrachtet, somit nicht zur Erklärung von Zahlenverhältnissen des Malakostrakenbaues benutzen kann. In jener Arbeit hatte ich ja auch für die von den Protostraken abzuleitende Stammgruppe der Malakostraken einen Mittelleib mit acht gleichartig gestalteten zweiästigen Beinpaaren angenommen.

Um eine Vorstellung von der ursprünglichen Beschaffenheit der thoracalen Extremitäten zu gewinnen, dürften wir wiederum von den Larven der Euphausiden, Sergestiden und Penaeiden auszugehen haben, welche mit dem Nauplius beginnen und ein freies Protozoëastadium durchlaufen. Im letzteren ist ausser den Maxillen schon das erste Paar der Brustfüsse angelegt und erweist sich seiner Form und Gliederung nach als Wiederholung

[1]) Boas l. c. pag. 489.

Google

der Naupliusgliedmassen. Dasselbe gilt für die nachfolgende, zuweilen schon jetzt als Anlage vorhandene Extremität, an der wir in gleicher Weise einen deutlich zweigliederigen Stamm, einen mit Borsten reich besetzten Innenast und einen noch einfachen, vier Terminalborsten tragenden Aussenast unterscheiden. Von Kiemen- oder Epipodialanhängen findet sich noch keine Spur. Im Protozoëastadium der Euphausia ist lediglich das vordere Paar der Brustfüsse vorhanden und durch eine auffallend gedrungene Form ausgezeichnet (Fig. 15). Das Grundglied besitzt einen stark vorspringenden Ladenfortsatz, die beiden kurzen, noch ungegliederten Aeste weisen auf einen ursprünglichen indifferenten Zustand hin. Gestreckter und im Besitze eines gegliederten, kieferfussähnlich gestalteten Endopoditen erscheint die gleiche Extremität der Sergestiden[1]) und Penaeiden-Larven (Fig. 13), an deren Stamm, von einem kurzen Ladenfortsatz des Basalgliedes abgesehen, stärkere Ladenfortsätze fehlen. Diese entwickeln sich erst, wie auch bei den übrigen Decapoden, in späteren Stadien und führen dann zu einer ähnlichen Gestaltung hin, wie sie für den vordern Maxillarfuss mancher Mysideen und Decapoden bezeichnend sind.

Bei Euphausia gewinnt diese Extremität, wie ich früher gezeigt habe, erst im vorgeschrittenen Alter die bei den Garneelen schon frühzeitig auftretende Gliederung, während der ursprüngliche Ladenfortsatz am Basalglied des Stammes verschwindet, und dann die Uebereinstimmung mit der Gestaltung der nachfolgenden Gliedmasse eine überaus vollständige wird. Der Exopodit ist anfangs nur mit vier Terminalborsten besetzt, von denen die zwei mittleren auf einer kurzen Erhebung etwas höher entspringen; später treten noch Borsten zunächst am Aussenrand auf und es kommt zu einer von der Spitze an fortschreitenden Gliederung des Endabschnittes, welcher sich als borstentragende Geissel von dem unteren ungegliederten und borstenfreien Abschnitt, dem Schaft, absetzt.[2])

Das zweite Beinpaar der Brust (Fig. 14) entwickelt sich bei den Sergestiden und Penaeiden mit dem vorausgehenden übereinstimmend und wiederholt auch im Larvenalter der übrigen Decapoden die Theile jener Gliedmassen ziemlich vollständig. Das

---

[1]) C. Claus: Crustaceensystem l. c. Taf. II, Fig. 1, 3; Taf. V, Fig. 1 M f', Taf. VI, Fig. 1, 4, 6.

[2]) Vgl. auch W. K. Brooks: On Lucifer. A study in Morphology. Taf. IV, Fig. 40, 41; Taf. V, Fig. 48, 49; Taf. XI, Fig. 83.

Gleiche gilt für die sechs nachfolgenden Beinpaare, deren Aeste sich freilich nicht immer gleichzeitig entwickeln. Häufig eilt — und es ist dies offenbar ein secundäres Verhältniss — der Aussenast in seiner Ausbildung dem inneren voraus und fungirt bereits als Geisselast, wenn der Endopodit noch einen kurzen ungegliederten Stummel darstellt (Penaeiden, zahlreiche Makrurenlarven). In selteneren Fällen gelangt umgekehrt der Endopodit frühzeitig zu vollständiger Gliederung, ehe der kurze Exopodit als Geisselast im Gebrauche ist. Das letztere Verhältniss habe ich bereits früher für die Euphausiden nachgewiesen, bei denen sich vom zweiten Beinpaare an der Endopodit als fünfgliedriges Bein erhebt, während der Exopodit ein kurzer borstenloser Schlauch ist, der erst später zu einem langen Schwimmfussast wird. Wenn nun auch in der langsamen, von Metamer zu Metamer vorschreitenden Ausbildung der Euphausia-Gliedmassen ein ursprüngliches Verhalten vorliegt, so beruht offenbar das Zurückbleiben des Geisselastes auf einer secundären Abänderung, von der wir uns vorstellen können, dass sie bei weiterem Fortschreiten zu den geissellosen Brustgliedmassen der Arthrostraken führte. Im Kreise der Thoracostraken dürfte der Verlust des Schwimmfussastes auf anderem Wege durch allmälige vom letzten Beinpaare an nach vorne vorgeschrittene Reduction zu erklären sein. Bei vielen Malakostrakenlarven tritt nämlich das achte Beinpaar als einfacher Schlauch ohne Anlage des Nebenastes auf (Palaemonetes, Hippolyte). In anderen Fällen wird auch das vorletzte Beinpaar in gleicher Form angelegt und die Mysis-Stadien solcher Makruren entbehren der zwei hinteren Paare von Geisselästen (Virbius). In wieder anderen Fällen (Crangon) fehlt der Schwimmfussast auch am drittletzten Paare, ja es gibt Makrurenlarven, die den Exopoditen nur noch am vorderen Gehfuss tragen, eine Reduction, welche zu der einfachen geissellosen Anlage sämmtlicher Gehfüsse hinleitet, wie sie die Larven der Anomuren und Brachyuren kennzeichnet. Bei den letzteren entwickeln sich überhaupt nur noch zwei Beinpaare mit fungirendem Geisselast, die beiden, den vorderen und mittleren Maxillarfüssen entsprechenden Spaltfusspaare der Krabbenzoëa. Dieselben erscheinen zu einer eigenthümlichen, höchst charakteristischen Gliedmassenform mit stielartig verlängertem zweiten Stammglied und langgestrecktem, scharf abgesetzten Schafte des kurzgegliederten Geisselastes gestaltet. Am vorderen Paare erzeugt das Grundglied des Stammes in vielen Fällen einen Kieferfortsatz (Fig. 20), während

der fünfgliederige Endopodit nach Art des Copepoden-Kieferfusses gestaltet und mit Greifborsten besetzt ist. Am zweiten Spaltfusspaare der Stachelzoëa, welches jenen Fortsatz nicht ausbildet, bleibt der Endopodit stummelförmig und functionslos. Bei den Anomuren (Pagurus, Hippa, Porcellana, Galathea) wiederholt sich für beide Gliedmassenpaare dieselbe Gestaltung in freilich minder ausgeprägtem Gegensatz, indem dem ersten Beinpaar der basale Kieferfortsatz fehlt und der Endopodit des nachfolgenden einen langgestreckten, viergliederigen Greiffuss darstellt. Dann aber kommt noch die dritte Brustgliedmasse mit rudimentärem Endopodit hinzu, deren Geisselast wenigstens im vorgeschrittenen Zoëa-Alter im Gebrauche ist, während der letztere bei den Krabbenzoëen nur noch als kurzer functionsloser Anhang zur Anlage kommt. Bei den Zoëalarven der Garneelen, deren drittes Beinpaar, dem vorausgehenden gleichgestaltet, einen fünfgliederigen Endopodit und langen Geisselast trägt, bleibt der Stamm der Spaltfüsse relativ kurz, dagegen erscheint das vordere Beinpaar verkürzt und den Maxillen zugewendet, frühzeitig mehr im Sinne eines Kieferfusses umgestaltet.

Im Gegensatz zu den Maxillen, welche mit Ausnahme der Fächerplatte am Kieferpaare der Calaniden eines epipodialen Anhanges entbehren, erheben sich meist am basalen Stammgliede der Brustfüsse ein oder mehrere Anhänge, welche entweder die Form von breiten borstenbesetzten Lamellen, beziehungsweise von schmalen langgezogenen Geisseln annehmen und dann als „Epipodit" bezeichnet werden, oder welche in Gestalt zarthäutiger borstenloser, einfacher oder verästelter Schläuche als Kiemen fungiren. Ich betrachte Epipodit und Branchialanhang als morphologisch gleichwerthige Bildungen, welche aus derselben Anlage hervorgegangen sind und einander gegenseitig vertreten können, nicht selten auch nebeneinander bestehen und auch noch zu anderen Nebenfunctionen Verwendung finden.

Am einfachsten erhalten sich die basalen Gliedmassenanhänge bei den Arthrostraken, deren Brustgliedmassen nur ausnahmsweise einen Exopodit tragen und in der Regel eine einästige gestreckte und klauenförmig endende Extremität darstellen. Die beiden basalen Glieder derselben entsprechen dem stark verjüngten Gliedmassenstamm, die fünf nachfolgenden Glieder dem Endopoditen. Bei den Amphipoden erheben sich am Basalgliede der mittleren und hinteren Brustgliedmassen schlauchförmige Kiemensäcke in einfacher Zahl, dieselben können aber auch unmittelbar

Digitized by Google

an der Brustwand entspringen; dann ist die Extremität entweder bis auf das nicht abgegliederte stummelförmige Basalstück (Laemodipoden) hinweggefallen oder erscheint nur sechsgliedrig (manche Hyperiden, Phronimiden), indem das den Kiemenschlauch tragende Basalglied in das Integument der Brustwand [1]) aufgenommen ist. Der Ursprung des Kiemenschlauches ist wohl bei allen Amphipoden nach hinten und innen gerückt, und zwar im Zusammenhang mit der Vergrösserung und Erhärtung, welche die laterale Wand des Basalgliedes erfährt und dieses zu einem seitlichen Schutzdach der Leibeswandung, zu der sogenannten Epimeralplatte, umgestaltet.

Im weiblichen Geschlecht kommt an den mittleren Beinpaaren gewöhnlich noch eine als Brutlamelle verwendete Epipodialplatte zur Entwicklung, deren Ursprung in gleicher Weise von der Aussenfläche an die Innenseite des Epimeralgliedes verlegt ist. Auch da, wo das Bein auf einen Stummel reducirt oder lediglich durch das vom Integument nicht weiter abgegliederte Basalglied vertreten wird, findet sich eine Brutplatte, welche ausnahmsweise auch beim Männchen auftreten kann, dann aber zur Verstärknng der Respiration als Kiemenschlauch (Cyamus ovalis) verwendet wird.

Von den acht Gliedmassenpaaren der Brust ist es bei den normalen Arthrostraken (Edriophthalmen) lediglich das vordere Paar, welches eine wesentlich abweichende Gestaltung gewinnt und im Zusammenhang mit der Verschmelzung, welche hier das vordere Brustsegment mit dem Kopfe eingeht, als Kieferfuss fungirt. Streng genommen ist daher der vordere bei Amphipoden und Isopoden als Kopf unterschiedene Körpertheil eine Art Cephalothorax, in welchem ein Brustsegment aufgenommen ist, ausnahmsweise (Anceiden) freilich auch das zweite und dritte Brnstsegment aufgenommen sein können. Der rechte und linke Kieferfuss nähern sich einander in der Mittellinie (Amphipoden) bis znr Berührung, beziehnngsweise Verbindung, während das zweite Stammglied jederseits eine lippenartige Lade bildet, durch welche die Mnndtheile wie durch eine Art gespaltener Unterlippe nach hinten begrenzt werden. Lateralwärts ragt auf dem nmfangreichen Stamm der fünfgliedrige Endopodit beinartig hervor nnd kann an seinen unteren Gliedern noch ein oder zwei ladenartige Fortsätze bilden. Auch durch den Besitz eines Epipodialanhanges,

[1]) Vergl. C. Claus: Der Organismus des Phronimiden. Arbeiten aus dem zool. vergl. anatom. Institut der Universität Wien. Tom. II. 1879.

welcher bei den Isopoden in Form einer derben trapezoidealen Platte auftritt, erweist sich der Kieferfuss der Arthrostraken als modificirter Brustfuss.

Zum Verständniss der bekannten Amphipoden- und Isopoden-Charaktere erscheint das Verhalten der vorderen Brustfüsse und ihrer Anhänge bei den Tanaiden [1]), in denen schon Fr. Müller ursprüngliche, zwischen Schalenkrebsen und Arthrostraken vermittelnde Eigenthümlichkeiten erkennen zu müssen glaubte, von Bedeutung. Die durch die Lage des Herzens und die Gestaltung des Abdomens Amphiphoden-ähnlichen Scheerenasseln besitzen ein umfangreicheres Kopfbruststück, in welches auch das zweite Brustsegment aufgenommen ist, mit einer Integumentduplicatur, die von der Kiefergegend aus an jeder Seite des Cephalothorax eine kleine Athemhöhle umschliesst. Offenbar handelt es sich in dieser Panzerduplicatur um dieselbe Bildung, welche, wenn auch von weit grösserem Umfang in der Schale der Thorakostraken wiederkehrt, und es liegt daher die Vermuthung nahe, dass auch an dem kopfähnlichen Cephalothorax der normalen Arthrostraken die Einschmelzung des ersten Brustsegmentes unter Vermittlung einer rudimentären, später völlig rückgebildeten Duplicatur erfolgt sein mag.

Diese Voraussetzung würde vollkommen zu dem Bilde stimmen, welches ich [2]) früher von den Stammformen der Malakostraken entworfen habe, deren Körper eine in der Kiefergegend entspringende Schalenduplicatur zugeschrieben wurde. In dem mit Wasser erfüllten, als Athemhöhle fungirenden Hohlraume dieser Integumentfalte liegen nun bei den Scheerenasseln wie bei Nebalia die rückwärts gewendeten, zum Reinigen der zarten Körperwand dienenden Maxillartaster, sowie die blattförmigen Epipodialanhänge des vorderen, zum Kieferfusse gewordenen Brustfusses, welche durch vibrirende Schwingungen die beständige Wassercirculation unterhalten. Bei Apseudes aber wird diese Strömung noch durch die Bewegungen zweier kleiner Geisseln unterstützt, welche als Exopoditen des zweiten (Scheerenfüsse) und dritten Brustfusspaares ihrem Baue nach den Schwimmfussast der Schizopodenfüsse wiederholen, somit einen interessanten Beleg für den als Charakter

[1]) Vergl. Fr. Müller: Ueber den Bau der Scheerenasseln. Archiv f. Naturg. Tom. XXX. 1864. — A. Dohrn: Zur Kenntniss vom Baue und der Entwicklung von Tanais. Jen. Zeitsch. Tom. V. 1870. — Ferner W. Lilljeborg, Sp. Bate, Delage, Claus u. A.

[2]) Vergl. C. Claus: Crustaceensystem l. c. pag. 23.

der Urmalakostraken vorausgesetzten Besitz von zweiästigen Spaltfüssen liefern.

Unter den Thoracostraken sind es die Cumaceen[1]), deren Brustfüsse sich in ihrer Gestaltung denen der Tanaiden am nächsten anschliessen. Auch hier ist das Basalglied vom Segment nicht mehr gelenkig abgesetzt und erscheint, wie bei so zahlreichen Arthrostraken, als selbstständiger Abschnitt unterdrückt. Wie bei den Tanaiden ist der vordere Brustfuss zum Kieferfuss umgestaltet, trägt an der Basis des Stammes einen umfangreichen, mit zahlreichen Kiemenschläuchen besetzten Epipodialanhang.

An den nachfolgenden Brustfüssen, welche, mit Ausnahme des zweiten und achten Brustfusses, an der Basis des zweiten langgestreckten Stammgliedes einen ansehnlichen, als Schwimmfuss fungirenden Exopoditen tragen können, fehlen Kiemenanhänge, dagegen treten an allen, mit Ausnahme der beiden letzten Paare, im weiblichen Geschlecht Brutplatten auf. Im Vergleich zu den Tanaiden erreicht die Schalenduplicatur eine grössere Ausdehnung und breitet sich auch über das dritte Brustsegment aus, indem sie jederseits einen ganz ansehnlichen Athemraum überdeckt.

Die Brustfüsse der Stomatopoden bilden vom zweiästigen Spaltfuss in verschiedener Weise Modificationen, zu deren Verständniss wir erst mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte[2]) Anhaltspunkte gewinnen. Die fünf vorderen Paare werden im Larvenstadium zuerst als zweiästige Spaltfüsse mit normal gestaltetem Geisselast und viergliederigem Endopoditen angelegt (Fig. 16, 17). Mit der weiteren Entwicklung aber fällt zuerst an den beiden vorderen Paaren der Geisselast aus und die reducirte Gliedmasse wird zu einem langgestreckten Greiffusse, an dessen Basalglied ein Epipodialanhang als glattrandige schwingende Athemplatte auftritt. Dieselbe Form gewinnen später die drei nachfolgenden Fusspaare unter eigenthümlicher Rückbildung und gestalten sich ebenso wie jene zu sechsgliedrigen Kieferfüssen um. Die Reduction der Gliederzahl dürfte in der Weise zu erklären sein, dass das langgestreckte dritte Glied aus zwei verschmolzenen Gliedern entstanden ist. Möglicherweise könnten auch die beiden Endglieder zusammengezogen sein.

---

[1]) Vgl. G. O. Sars: Beskrivelse af de Paa fregatten Josephines Expedition fundne Cumaceer. Stockholm 1871. — G. O. Sars l. c. Taf. III, Fig. 11, 13 c. — Ebend. Fig. 11, 12, 13 b. — Ebend. Taf. II, Fig. 10. — Ebend. Taf. IV, Fig. 14 a.

[2]) Vgl. C. Claus: Die Metamorphose der Squilliden. Göttingen 1871.

Die drei Beinpaare der drei letzten Brustsegmente entwickeln sich erst später und bleiben zweiästige Spaltfüsse ohne Epipodialanhang. Im ausgebildeten Zustand zeigen diese drei Extremitäten einige auf den ersten Blick auffallende Besonderheiten, welche sich jedoch mit Hilfe älterer Larvenstadien aufklären.

Es erscheint nämlich das distale Endstück des langgestreckten Stammes verschmälert und wie im Znstande der Abgliederung begriffen (Fig. 19 z). An diesem nach der spätern Häntung gelenkig abgesetzten Stück inseriren sich Endopodit (R i) und Exopodit (R e) im Vergleich zur ursprünglichen Lage etwas verschoben. Der schmale rudimentäre Ast, welchen man am ansgebildeten Thiere für den verkümmerten Exopoditen hält, zumal derselbe am Distalende einem Geisselaste ähnlich mit Borsten besetzt ist, entspricht, wie man mit Hilfe jüngerer Larven nachweist (Fig. 18 19), dem Endopoditen, der zweigliedrige lange Hauptast mit einreihiger Borstenstellung dem Exopoditen. Nun bedeckt der Endopodit schon im Larvenzustand einen Theil des alten Hanptastes, so dass sich dieser dem Körper anlegt, während jener an der vom Körper abgewendeten Seite der Extremität hervortritt.

Der am Basalglied der letzten Brustgliedmasse medial entspringende Begattungsanhang [1]) ist eine durchaus secundäre Bildung, welche auch im männlichen Geschlecht der Schizopoden wiederkehrt, wenngleich dieselbe hier auf einen viel kürzeren Fortsatz beschränkt bleibt.

Unter den Schizopoden sind es die Euphausiden, deren Brustgliedmassen an ursprüngliche Verhältnisse am nächsten anschliessen dürften, indem sämmtliche acht Paare unter einander im Wesentlichen übereinstimmen und noch die indifferente Form der terminalen Cuticnlaranhänge bewahrt haben. Indessen sind an den beiden vordern Paaren schon geringe Besonderheiten bemerkbar, welche auf eine etwas abweichende Verwendung hinweisen. Am vordern schon im Protozoëastadium zweiästigen Paare entsendet das Basalglied einen ladenartigen Fortsatz, der auch am zweiten Paare wiederkehrt.[2]) Dieses dem zweiten Kieferfusse ent-

[1]) Vergl. C. Grobben: Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissensch. Wien 1876.

[2]) In meiner älteren Abhandlung über Schizopodenlarven etc. habe ich für die beiden vorderen Beinpaare von Euphausia die Verschmelzung des ersten Endopoditengliedes mit dem vorausgehenden Stammgliede als Charakter angegeben. In Wahrheit sind jedoch beide Glieder auch hier getrennt, nur ist die Abgrenzung minder deutlich.

sprechende Gliedmassenpaar besitzt bereits eine etwas specialisirte Borstenbewaffnung am Endglied, welches ausser einem kräftigen Haken eine Anzahl kurzer Hakenborsten trägt. An sämmtlichen acht Brustfüssen erscheint das Basalglied deutlich abgesetzt und als Träger eines Kiemenanhanges, welcher ausschliesslich am vorderen Paare ein einfacher Schlauch bleibt, an den übrigen Gliedmassen dagegen zu einem verästelten Büschel von Schläuchen wird, deren Zahl von vorn nach hinten zunimmt. Bei Euphausia werden die Endopoditen der beiden hintern Brustfusspaare vollständig rückgebildet und es bleibt lediglich ein stummelförmiger, am Kiemenbüschel versteckter Rest des Exopoditen zurück; ähnlich verhält sich das letzte Fusspaar von Thysanopus, dessen vorletztes Beinpaar den vorausgestalteten gleichgestaltet ist. Eine Zwischenstellung nimmt die erst kürzlich von G. O. Sars beschriebene Gattung Nyctiphanes ein, an welcher der Endopodit des vorletzten Brustfusspaares ebenfalls bedeutend reducirt, lediglich aus zwei Gliedern besteht.

Mit Ausnahme des vorderen Paares gelangen die Brustgliedmassen am Larvenleib der Euphausia ganz allmälig in der normalen Reihenfolge von vorn nach hinten zur Entwicklung.[1] Der hervorsprossende Schlauch gliedert sich zuerst als Endopodit, während die Anlage des Exopoditen erst viel später zur Differenzirung gelangt, offenbar ein secundäres Verhältniss in der Entwicklungsweise der Brustgliedmassen, neben welchem auch die Gliedmassensprossung am Hinterleib ebenso wie das vorzeitige Auftreten der Fächergliedmassen unzweifelhaft machen, dass bei den Euphausiden der primäre Vorgang der Extremitätenbildung wesentlich verändert erscheint.

Einen Fortschritt in der besonderen Gestaltung der beiden vordern Brustgliedmassenpaare und in der Differenzirung ihrer Cuticularanhänge zeigen die Lophogastriden (Lophogaster, Gnathophausia), indem hier das vordere Paar bereits die wesentlichen Charaktere der vorderen Kieferfüsse von Mysideen zeigt: die kräftige, verkürzte Form des Endopoditen, welcher mit hakiger Spitze endet und die ovale gestreckte Epipodiallamelle, deren Schwingungen die Wasserströmung in der Kiemenhöhle unterhält. Auch das nachfolgende Gliedmassenpaar bildet durch die gedrungene Form seiner Glieder, sowie durch die eigenthümliche Borstenstellung am Endglied des Endopoditen die Merk-

[1]) Vergl. C. Claus, Crustaceensystem l. c. pag. 33, Taf. I, Fig. 7.

male des zweiten Kieferfusses weiter aus. An den nachfolgenden Fusspaaren tritt eine terminale Hakenborste an der Spitze des Endgliedes mit diesen in mehr oder minder ausgeprägte Continuität. Am Basalgliede aller dieser Brustgliedmassen kehren die Kiemenbüschel der Euphausiden wieder, jedoch in einem höheren, durch die zweizeilige Anordnung ihrer Schläuche um eine gemeinsame Axe die Phyllobranchien der Decapoden vorbereitenden Formzustand.[1])

Als Epipodialanhänge sind die ventralwärts umgebogenen Blätter zu betrachten, welche wie auch bei den Mysideen im weiblichen Geschlecht eine Bruthöhle begrenzen. — Diese Brutlamellen für eine interessante und wichtige Neubildung auszugeben, ist eine sehr bequeme, aber keineswegs wissenschaftliche Art der Deutung, mit der wir einer Erklärung um keinen Schritt näher kommen. Die abweichende mediale Lage der Brutplatte, welche beim ersten Blick der Zurückführung derselben auf einen Epipodialanhang entgegensteht, ergibt sich aus der Entwicklung, wie ich für die Brutlamellen der Mysideen nachweisen kann, als secundär durch die Besonderheit des Wachsthums bedingt, ohne dass in Folge desselben die Insertion des Anhanges völlig an die Innenseite verlegt wird. Ebensowenig kann die Kieme, weil sie dicht an der Gelenkhaut des Basalgliedes entspringt, im Vergleich zur Euphausidenkieme morphologisch für eine ganz andere Bildung ausgegeben und mit den Kiemenanhängen an der inneren oder äusseren Pleopodenlamelle von Siriella und Squilla in gleiche Linie gestellt werden. Ich werde auf diese Frage in einem späteren die Kiemen behandelnden Capitel zurückkommen.

Am weitesten vorgeschritten unter den Schizopoden erscheint die Specialisirung der acht Brustgliedmassenpaare bei den Mysideen, obwohl hier die Kiemenanhänge an dem kurzen, von der Leibeswand nicht deutlich abgegliederten Basalglied hinweggefallen sind. Den Mangel der Kieme glaube ich im Zusammenhang mit der Reduction der Körpergrösse — den Lophogastriden gegenüber — und mit der im Vergleich zu den Euphausiden einfacheren Gestaltung der inneren Organe auf Rückbildung ursprünglich vorhandener Kiemen zurückführen zu müssen.

[1]) Vergl. Michael Sars, Beskrivelse over Lophogaster typicus etc. Christiania 1862. R. v. Willemoes-Suhm, On some Atlantic Crustacea from the „Challenger" Expedition. Transactions of the Linnean Society of London 1875, G. O. Sars, Preliminary Notices of the Schizopoda of the M. S. Challenger Expedition, Christiania 1883.

Ueberall erscheinen die beiden vorderen Fusspaare den nachfolgenden gegenüber bedeutend verkürzt und auch mit Rücksicht auf die Borstenbewaffnung und knieförmige Beugung einzelner Glieder in einer Weise umgestaltet, dass man dieselben als Kieferfüsse zu bezeichnen pflegt. Das vordere Paar ist in der Regel (ausgenommen z. B. bei Siriella) durch eine ansehnliche Lade des zweiten Stammgliedes, zu welcher noch Ladenfortsätze des unteren oder der beiden unteren Endopoditglieder hinzukommen können, sowie durch den Besitz eines lanzettförmigen Epipodialanhanges ausgezeichnet, dessen Schwingungen die Circulation des Wassers unter der Schalenduplicatur unterhält. Die Endopoditen der nachfolgenden sechs Beinpaare enden fast stets mit einer Kralle, welche an der Spitze des stark verjüngten Endgliedes aufsitzt.

Ebenso allgemein ist das vorausgehende Glied in zwei, drei oder zahlreiche Glieder getheilt und im letzteren Falle geisselähnlich (Tarsalgeissel) geringelt. Das überaus kurze Grundglied, welches bei der Lostrennung der Gliedmasse am Brustsegment zurückbleibt, trägt im weiblichen Geschlecht eine Brutlamelle, die morphologisch nichts anderes als eine medialwärts gerückte, schaufelförmig gekrümmte Epipodialplatte ist. Die Richtigkeit dieser Zurückführung ergibt sich aus der Entwicklung dieser Anhänge, aus welcher erkannt wird, dass die Insertionsstelle am Grundglied der Extremität keine ventrale, sondern dorsale ist. An jungen Weibchen, deren Brutblätter noch kurze, wenig comprimirte Schläuche sind, überzeugt man sich nämlich, dass dieselben dorsalwärts an der hinteren Seite des Grundgliedes entspringen, um den Hinterrand nach der Bauchseite und unter allmäliger Abflachung immer weiter nach vorne vorwachsen.

Bei den meisten Mysideen ist die Zahl der Brutlamellen eine beschränkte, indem sie nur an den zwei (Mysis, Anchialus etc.) oder drei (Siriella, Leptomysis etc.) letzten Beinpaaren der Brust auftreten. Indessen können auch sämmtliche Brustbeine, mit Ausnahme des ersten Kieferfusses, der ja den gleichwerthigen Epipodialanhang als Fächerplatte ausbildet, Brutlamellen tragen (Boreomysis, Petalopus), ein Verhalten, welches gewiss das ursprüngliche ist. Dafür spricht nicht nur die von mir beobachtete Thatsache, dass bei Siriella am viertletzten Beinpaare die Anlage zu einer Brutlamelle vorwächst, später aber wieder rückgebildet wird, sondern auch die Grössenzunahme der Brutblätter

in der Richtung von vorne nach hinten — bei Mysidella ist das vordere der drei Blätterpaare ganz rudimentär.

An den acht Brustgliedmassenpaaren der Decapoden ist die Specialisirung in derselben Richtung, aber viel weitgehender und unter mehrfachen Modificationen vorgeschritten. Auch das dritte Paar erscheint den nachfolgenden fünf Gehfusspaaren gegenüber zum Gebrauche der Nahrungsaufnahme umgestaltet und wird deshalb als drittes Kieferfusspaar unterschieden, obwohl der Endopodit bei manchen Garneelen die Beinform bewahren und zur Fortbewegung dienen kann, auch die Gestaltung des Epipodits sowie der Kiemen den entsprechenden Anhängen der nachfolgenden Gehfüsse sich eng anschliessen.

Die vorderen Kieferfüsse sind durch den Besitz einer sehr umfangreichen Kaulade, welche das zweite Stammglied entwickelt und zu der meist noch ein kleiner einfacher oder getheilter Lappen des Coxalgliedes hinzukommt, sowie durch die gedrungene tasterartige Form ihres Endopoditen ausgezeichnet und nähern sich daher der Maxillengestalt. Der zugehörige Epipodit ist bei vielen Garneelen ähnlich wie der Epipodialanhang des Nebaliafusses eine fächerartige Platte oder auch ein zweizipfliger Schlauch; bei den Brachyuren verlängert sich derselbe in eine peitschenförmige Geissel. Die Kieferfüsse des zweiten Paares scheinen der Form und Gliederung ihres Endopoditen nach den vorderen Kieferfuss der Mysideen zu wiederholen. Der zugehörige Epipodit wird aber bei vielen Garneelen rudimentär oder gestaltet sich zu einer kiementragenden Platte, beziehungsweise Geissel.

Für die fünf Gehfusspaare ist in erster Linie der Ausfall — in seltenen Fällen die bis zu einem Rudiment vorgeschrittene Verkümmerung — des Exopoditen charakteristisch. Im Zusammenhang mit dieser Reduction, welche erst mit dem Eintritt in die Form des Geschlechtsthieres perfect wird, fällt, ähnlich wie im Kreise der Arthrostraken, der Gegensatz von Stamm und Endopodit hinweg und es kommt eine 7gliederige Extremität zur Erscheinung, deren Endglied durch Verschmelzung mit der terminalen Klauenborste zum Klauenglied wird. An den drei vorderen als Kieferfüsse bezeichneten Extremitäten bewahrt — von seltenen Ausnahmsfällen abgesehen (Sergestiden) — der

[1]) Vergl. G. O. Sars: Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. I. Monographi over de ved norges kyster forekommende Mysider. Christiania 1870—1879. — Derselbe: Nye Bidrag til kundskaben om Middelhavets Invertebrat Fauna. I Middelhavets Mysider. Cristiania 1876.

Exopodit als Geissellast die nahezu normale Form und Grösse, ist jedoch für die Locomotion des Körpers bedeutungslos, dagegen für die Herbeistrudelung kleiner Nahrungskörper von hohem Werthe. Auch Epipodialanhänge fehlen an den drei Kieferfüssen nur selten und erweisen sich meist als gestreckte Lamellen, an deren Basis ein Kiemenrudiment vorhanden sein kann. Meist liegen dieselben nach hinten gerichtet im Kiemenraum. Bei den Brachyuren sind sie peitschenförmig verlängert und Putzfüssen vergleichbar mit Haarborsten dicht besetzt. Den fünf Gehfusspaaren fehlt dieser Epidodialanhang in der Regel, doch kann derselbe auch hier mit Ausnahme des letzten Paares erhalten sein und sogar einen Kiemenanhang tragen. In manchen Fällen dienen die zu kleinen Stäbchen verkümmerten Epipoditen vom dritten Kieferfusse an, den Retinacula der Pleopoden ähnlich, als Haltapparate und zwar als Gurtstangen zur Verbindung mit den nachfolgenden Gliedmassen, indem sie mittelst ihres hakenförmigen Endes ein Paar starke Borsten am Vorderrande des Basalgliedes der nachfolgenden Extremität umgreifen (Athanas, Alpheus, Hippolyte, Atya). Die zu den Brustfüssen gehörigen Kiemen nnd ihre Beziehungen zu den Epipoditen werde ich in einem besonderen Abschnitte ausführlich besprechen.

Die auf die beiden Maxillenpaare folgenden Gliedmassen der Entomostraken, obgleich nach Form und Gliederung in den einzelnen Ordnungen überaus verschieden, sind mehr oder minder nnmittelbar auf die zweiästige Grundform zurückzuführen und weichen im Zusammenhang mit der besonderen Bewegungsart nach denselben Richtungen wie die der Malakostraken auseinander. Entweder bleiben anf dem zweigliedrigem Stamm der Endopodit nnd Exopodit erhalten und zeigen dann mit Ausnahme der Phyllopoden, eine ziemlich gleichartige Gestaltnng (Ruderfüsse der Copepoden Rankenfüsse der Cirripedien) oder es überwiegt die Ausbildung des Endopoditen, welcher nach Rückbildung oder Verlust des Exopoditen die Verlängerung des Stammes bildet und mit diesem vereint einen krallentragenden Geh- und Greiffuss darstellt (zahlreiche Ostracoden und Cladoceren). Es würde hier zu weit führen, die Besonderheiten der Beinpaare in den einzelnen Entomostraken-Gruppen eingehend zu verfolgen nnd als Modificationen der Grundform abzuleiten; im Vergleiche mit den Malakostraken verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass es mit Rücksicht auf die überall wiederkehrenden zwei Maxillenpaare, welche auf die Antennen und Mandibeln folgen, vollkommen begründet erscheint, jene Gliedmassen ihrer Reihenfolge nach den Brustfüssen

der Malakostraken parallel zu stellen, wie ich solches bereits vor längerer Zeit[1]) versuchte.

Die Füsse des Abdomens, Pleopoden.

Im Gegensatze zn den Entomostraken gestalten sich die Gliedmassen am Abdomen der Malakostraken von den Extremitäten der mittleren Leibesregion beträchtlich verschieden und werden daher mit vollem Recht den Brustfüssen als Abdominalfüsse oder Pleopoden gegenübergestellt. Im Allgemeinen bewahren dieselben die Grundform der Crustaceengliedmasse in minder veränderter Form, wenn sie sich auch in einzelnen, besonderen Leistungen angepassten Modificationen von jener weit entfernen. Man unterscheidet den zweigliedrigen Stamm und die beiden Aeste desselben, welche, ähnlich wie die anfangs noch ungegliederten Ruderäste der Copepoden, am distalen Ende des Stammes neben einander entspringen und in der Regel untereinander ziemlich gleichgebildete, mit Schwimmborsten besetzte (nicht selten in Ringel getheilte) Blätter darstellen. Das Grundglied des Stammes bleibt meist ausserordentlich kurz und ist oft ganz in die Wand des Segmentes aufgenommen, dagegen verlängert sich das zweite Glied zu einem langgestreckten Abschnitt, der sich von den beiden Schwimmfussästen scharf absetzt. Diese Gestaltung der Pleopoden weist sofort jene unnatürliche Auffassnng zurück, nach welcher der zweigliedrige Stamm zum Endopoditen gehöre und dessen beide Grnndglieder repräsentire, während das Exopodit nur ein Nebenanhang an der Aussenseite des zweiten Endopoditengliedes sei.

Uebrigens gibt es Formen von Brustfüssen, welche unmittelbar zu den Pleopoden hinführen; sieht man von der Anlage der zweiästigen Gliedmassen der Garneellarven ab, so würden als solche Zwischenglieder die zweiästigen[2]) Vorläufer der Kieferfusspaare von Squilla anzuführen sein. Andererseits gibt es auch Pleopoden, die sich durch die bedeutende Verlängerung und durch die geisselförmige Entwicklnng der Schwimmfussäste den Brustfüssen nähern und gewissermassen die ausgefallenen Geisseläste derselben ihrer Function nach ersetzen. (Sergestiden.)

Als den Pleopoden eigenthümliche Neubildungen sind die Kiemenanhänge hervorzuheben, welche bei den Stomatopoden, bei Callianidea und den Männchen von Siriella (Cynthia)

[1]) C. Claus, Ueber die morphologischen Beziehungen der Copepoden zu den verwandten Crustaceengruppen der Malakostraken, Phyllopoden, Cirripedien und Ostracoden. Würzb. nat. Zeitschr. Tom. III, 1862, pag. 159.

[2]) Vgl. C. Claus, Die Metamorphose der Squilliden l. c. Taf. 1, Fig. 1 k'.

an verschiedenen Stellen der Schwanzfüsse auftreten. Ein den Pleopoden der Euphausiden, Stomatopoden und zahlreicher Decapoden eigenthümlicher Anhang ist der am Innenrande der inneren Lamelle entspringende, mit Häkchen besetzte Zapfen, welcher als Retinaculum fungirt. Auch Nebalia [1]) besitzt ein solches fingerförmiges Retinaculum an seinen vier vorderen Pleopodenpaaren. Bei den Arthrostraken und Cumaceen wird ein ähnlicher Haltapparat durch Häkchen am Stamme der Schwanzfüsse hergestellt.

Auch die an den vorderen Pleopodenpaaren der Männchen inserirten als Hilfsorgane der Begattung fungirenden Anhänge sind secundär erworbene Bildungen, welche nicht aus Theilen der primären Gliedmassenform abgeleitet werden können.

Von den sechs Pleopodenpaaren kann das vordere bei einer Reihe von Makruren rückgebildet (Axius) sein oder vollkommen ausfallen (Parastaciden, Loricaten, Thalassiniden). Dasselbe gilt auch für die Anomuren, welche des ersten Pleopodenpaares entbehren. In allen Fällen aber ist das letzte Paar von dem vorausgehenden abweichend gestaltet und nach hinten ausgestreckt, häufig erscheint dasselbe zu dem Telson in nähere Beziehung getreten und bildet im Vereine mit diesem den „Fächer" oder die „Schwanzflosse", welche insbesondere bei den schwimmenden Thorakostraken einen bedeutenden Umfang erreicht. Die Blätter dieser Fächergliedmasse differiren nicht selten recht auffallend und es kann in solchen Fällen das innere Blatt schmal und gestreckt, das äussere, der Schuppe der zweiten Antenne ähnlich, als verbreiterte Schuppe erscheinen (Euphausia), indessen auch bei langgestreckter schmaler Form (Sergesteslarven, Acanthosoma) an den Aussenast dieser Gliedmasse erinnern.

Der Kiemenapparat der Decapoden.

Von den als Kiemen fungirenden Anhängen werden hier nur die dem Mittelleibe angehörenden besprochen, welche Huxley nach ihrer Insertion als Podobranchien, Arthrobranchien und Pleurobranchien unterschieden hat. Auch würde es zu weit führen, die Frage näher zu erörtern, ob die an den Brustbeinen entspringenden Kiemenschläuche von den Anneliden her ererbt oder als selbständige Erwerbungen der Protostraken zu betrachten sind. Es mag die Bemerkung genügen, dass zur Zeit keine bestimmten Anhaltspunkte vorliegen, welche zu

[1]) Vgl. C. Claus, Ueber den Bau etc. von Nebalia l. c. Fig. 12.

Gunsten der ersteren Möglichkeit verwerthet werden könnten. Zudem sind für mehrfache und unter einander ungleichwerthige Anhänge, welche in verschiedenen Crustaceengruppen als Kiemen auftreten, wie z. B. für die Kiemenblätter am Rücken von Asterope, die Mantelfalten der Balaniden, die Kiemenbäumchen am inneren (Siriella) oder äusseren (Squilla) Pleopodenblatt kaum in Zweifel zu ziehen, dass dieselben in den betreffenden Crustaceengruppen erworben sind, so dass der selbständige Ursprung auch für die Kiemen der Brustfüsse nichts Auffallendes haben würde. Es fragt sich nur, ob diese so verbreiteten und nach Form und Insertion mannigfach abweichenden Anhänge untereinander gleichwerthig und dann aus frühzeitig erworbenen Bildungen der Protostraken, welche sich als Kiemen auf die Urmalacostraken vererbten, abzuleiten sind, oder ob dieselben erst später in den einzelnen Hauptgruppen an ähnlicher Oertlichkeit von einander unabhängig entstanden sind. Schon in meiner Arbeit über das Crustaceensystem war ich der ersteren Auffassung zugeneigt, nach welcher die Kiemen der Amphipoden mit denen der Euphausiden, diese mit denen der Lophogastriden, Garneelen und Brachyuren gleichwerthig und vielleicht sogar mit den Kiemensäckchen der Branchiopoden auf den gleichen Ursprung zurückzuführen seien. Auch jetzt halte ich diese Ansicht für die richtige, zumal ich für dieselbe wenigstens in ihrer Beschränkung auf die Thoracostrakenkiemen eine Reihe von Thatsachen zu verwerthen vermag.

Ursprünglich mochten die an der Basis der Gliedmassen auftretenden Erhebungen nur zur Verstärkung des Bewegungsimpulses gedient und zugleich mit der lebhafteren Wasserströmung die Nahrungsaufnahme begünstigt haben, somit Epipodial-Anhänge ohne directe respiratorische Beziehung gewesen sein. Auch aus anderen Gründen betrachte ich Epipodial-Anhänge und Kiemen als morphologisch gleichwerthige Bildungen, die einander vertreten, beziehungsweise neben einander bestehen können, wie sich ja auch schon am Basalgliede von Phyllopodenbeinen, z. B. der Gattungen Branchipus und Artemia, beiderlei Gebilde, eine mehr indifferente plattenförmige Erhebung und ein Kiemensäckchen neben einander finden.

Die Verschiedenheiten in der Kiemengestalt hat Huxley[1]) veranlasst, dieselben als Trichobranchien und Phyllobran-

[1]) Th. Huxley, On the classification and the distribution of the Crayfishes, 1878, Proceedings of the Zool. Soc. of London.

chien zu unterscheiden, zu denen noch als besondere Form die gefiederten Kiemenbäumchen der Euphausiden[1]) und Lophogastriden[2]) hinzukommen würden, welche nicht schwer mit den Trichobranchien und Phyllobranchien auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden können.

Die verschiedene Insertion der Kiemen am Grundglied (Podobranchie), an der Gelenkhaut (Arthrobranchie) und an der Körperwand (Pleurobranchie) scheint keineswegs für die Beziehung derselben auf morphologisch ungleichwerthige Anhänge entscheidend. Vielmehr liegt von vornherein die Vorstellung nahe, Arthrobranchien und Pleurobranchien auf Kiemen zurückzuführen, welche secundär vom Basalgliede, sei es durch Lagenverschiebung, sei es durch Veränderung in dem Verhältniss des basalen Extremitätengliedes zur Körperwand, auf die Gelenkhaut, beziehungsweise auf die Pleuren gerückt sind. Ist die Voraussetzung richtig, dass die Kiemen ursprünglich dem Basalgliede der Gliedmassen angehört haben, so muss sogar dieser Lagenwechsel eingetreten sein, falls nicht Arthrobranchien und Pleurobranchien als neu erworbene Bildungen zu betrachten sind, eine Voraussetzung, für welche sich schwerlich zutreffende Gründe vorbringen lassen. Um die Wahrscheinlichkeit einer secundär eingetretenen Veränderung in dem Insertionsverhältnisse der Kiemen zu prüfen, wird man sich nicht darauf beschränken, auf die grössere Berechtigung einer einheitlichen Auffassung hinzuweisen, sondern wird nach Anhaltspunkten in der ontogenetischen Entwicklung Umschau halten und insbesondere das Verhalten der erst im Verlaufe der Metamorphose vorwachsenden Kiemen, welches bislang, mit Ausnahme der Gattung Euphausia, wenig beachtet wurde, näher kennen lernen müssen. Bei den Euphausiden, welche unter den Thoracostraken im Körperbau und Gliedmassengestaltung am meisten ursprüngliche Charaktere wiederholen, entsprechen nun auch die Kiemen den für den primitiven Zustand vorausgesetzten Bedingungen, indem sie ausschliesslich Podobranchien sind. Ganz dasselbe gilt für die übrigen kiementragenden Schizopodengattungen, Lophogaster, Gnathophansia und Chalaraspis, bei denen man weder Arthrobranchien, noch Pleurobranchien antrifft.

Freilich hat neuerdings Boas für Lophogaster behauptet, dass hier die Kiemen nicht vom Basalgliede, sondern von den

[1]) C. Claus, Ueber einige Schizopoden etc. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Tom. XIII 1863. Taf. XXIX. Fig. 40, 41.

[2]) M. Sars, Beskrivelse over Lophogaster typicus l. c. Taf. III. Fig. 47 und 49.

Segmenten dicht hinter der Beininsertion entspringen und deshalb morphologisch nicht mit den Kiemen von Euphausia und Thysanopoda verglichen werden könnten. Sollte sich diese Angabe bestätigen, die ich leider bei der Unmöglichkeit, mir jene Schizopodengattung zu verschaffen, nicht zu controliren vermochte, so würde damit doch noch keineswegs die morphologische Besonderheit der Lophogastridenkiemen bewiesen, sondern wahrscheinlich ein neuer Beleg für die Lagenvariabilität gleichwerthiger Kiemenanhänge gewonnen sein.

Zum Ausgang der Vergleichung habe ich die Larven von Penaeus gewählt, nicht nur wegen der relativ beträchtlichen Körpergrösse und ihrer genau bekannten allmälig fortschreitenden Entwicklung, sondern vornehmlich deshalb, weil die Penaeidengruppe unter den Makruren überhaupt die tiefste, ursprünglichste Stellung einnimmt. Schon an Larven, deren Pleopoden mit Ausnahme der Fächergliedmassen noch fehlen, sind die Anlagen der Kiemen als kurze knospenförmige Erhebungen an der Basis der Brustfüsse bemerkbar, und zwar mit Ausnahme der vorderen und hinteren Gliedmassen an jeder in dreifacher Zahl, einer distalen Knospe (a), welche fast nahe an der äusseren Grenze des Coxalgliedes sich erhebt, einer mittleren (b) und einer proximalen Knospe (c), deren Ursprung an der Rumpfwand selbst liegt (Fig. 24). Beim ersten Anblicke scheint die letzte Knospe zwar dem langgestreckten Coxalgliede der Gliedmassen anzugehören. Bei genauerer Betrachtung überzeugt man sich jedoch, dass der proximale Theil des anscheinend einheitlichen Gliedes zur Rumpfwand gehört und von dem distalen durch einen zarten, die Anlage der Gelenkhaut bezeichnenden Contur abgegrenzt ist, so dass nur dieser auch durch besondere Muskeln bewegliche Abschnitt dem späteren Coxalglied entspricht. Die mittlere Knospe (b) erhebt sich an der Grenzlinie beider Abschnitte, doch so, dass sie noch auf das distale Glied bezogen werden kann. Am vordersten Paare (erster Maxillarfuss) ist nur die Knospe a vorhanden und schon zu einem relativ umfangreichen, zweizipfligen Anhang geworden; am zweiten Paare fehlt die mittlere Knospe (b) und am letzten sehr zurückgebliebenen Gliedmassenpaare ist überhaupt noch keine Kiemenknospe sichtbar (Fig. 24). In etwas vorgeschrittenem Alter, aber noch vor Auftreten der Pleopoden-Anlagen, wächst an jeder Gliedmasse noch eine vierte Knospe (c') hervor, und zwar oberhalb der proximalen Knospe (c), die ihrer Lage nach auf die Pleurobranchie zu beziehen sein würde (Fig. 25, 26).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung sind es zunächst die proximalen Kiemenschläuche, welche bei fortschreitender Streckung eine doppelte Längsreihe von Seitenknospen bilden und hierdurch die für die Kieme charakteristische Gestaltung vorbereiten. Die distalen Schläuche bleiben etwas länger einfach, treiben aber an ihrer Basis eine vordere Knospe, welche sich, wie der Hauptschlauch, umbiegt und die Anlage der Podobranchie darstellt, während jener zum Epipoditen wird. Nur an dem Epipodialanhange des späteren ersten Kieferfusses wächst die Knospe nach vorne und bildet den vorderen Zipfel des zweizipfligen Epipoditen.

Wir können demnach für die Larve von Penaeus folgende Kiemenformel aufstellen:

		a		b	c	c				
Mxf'S	(VI)	Ep		0	1	0	=	1 +	Ep	
Mxf''S	(VII)	Ep +	Br A	0	1	1	=	2 +	Ep +	Br A
Mxf'''S	(VIII)	Ep +	Br A	1	1	1	=	3 +	Ep +	Br A
P'S	(IX)	Ep +	Br A	1	1	1	=	3 +	Ep +	Br A
P''S	(X)	Ep +	Br A	1	1	1	=	3 +	Ep +	Br A
P'''S	(XI)	Ep +	Br A	1	1	1	=	3 +	Ep +	Br A
P''''S	(XII)	Ep		1	1	1	=	3 +	Ep	
PᵛS	(XIII)	0		0	0	1	=	1		
		7 Ep +	5 Br A +	5 +	7 +	7	=	19 +	5 Br A +	7 Ep

Wenn wir nun die von Huxley für die Geschlechtsform des Penaeus aufgestellte Kiemenformel vergleichen, so finden wir einige Differenzen, welche sich theils aus der Rückbildung der Podobranchien-Anlage, theils aus einer abweichenden Deutung der den vorderen Segmenten zugehörigen Kiemen erklären. Die Kieme des ersten Brustsegmentes hat Huxley als vordere Arthrobranchie aufgefasst, während sie mit Rücksicht auf ihr späteres Auftreten, sowie ihre Insertion vielleicht besser auf die Kiemenreihe c zu beziehen sein würde. Am Segmente des zweiten Kieferfusses aber hat Huxley übersehen, dass die distale Kieme dem Epipoditen ansitzt und somit keine Arthrobranchie ist, welche an diesem Segmente überhaupt nicht gebildet wird. Als Pleurobranchien wurden ausschliesslich die Kiemen der Reihe c', welche im ausgebildeten Thiere unter den übrigen Kiemen versteckt liegen, bezeichnet, dagegen die nahe der hinteren Grenze der Segmente entspringenden Kiemen der Reihe c als hintere Arthrobranchien gedeutet. Offenbar ist für diese Bezeichnung das als Ausgangspunkt benützte Stellungsverhältniss der Astacidenkiemen massgebend gewesen, von denen in der That die Kiemen der Reihe c

hintere Arthrobranchien und nur die der Reihe c' Pleurobranchien sind.

So treffend diese Bezeichnung aber für die Astaciden gewählt sein mag, so scheint sie doch nicht allgemein verwerthbar, nicht nur wegen mannigfacher Variationen des Kiemenursprungs, sondern mit Rücksicht auf das Schwankende des Begriffes der Gelenkhaut, welche keineswegs einem morphologisch scharf begrenzten, überall gleichwerthigen Bezirk entspricht. Zutreffender ist ohne Zweifel als Ausgangspunkt der Kiemendeutung die Jugendform eines der einfachsten und ältesten Decapodentypen, von dem wir erst aufsteigend zu der besonderen Kiemengestaltung gelangen, welche für die ausgebildeten Astaciden, beziehungsweise Homariden Geltung hat. An jener entsprechen die drei übereinander sprossenden Kiemenknospen jedes Somiten gar nicht dem Sinne der Huxley'schen Nomenclatur, sondern gehören dem langgestreckten Basalglied an, von dem sich erst nachher der distale Theil als Coxalglied absetzt, während der proximale mehr oder minder weit in die Wandung des Rumpfes aufgenommen wird (Fig. 25, 26). Wir werden daher die Kiemenreihen besser in mehr indifferenter Bezeichnung als distale (a), mittlere (b) und proximale unterscheiden, von denen die letztere als Doppelreihe (c, c') von Anhängen auftritt. Die erstere Reihe fällt mit den Podobranchien Huxley's zusammen, die Kiemen der übrigen Reihen können zur Gelenkhaut eine wechselnde Stellung einnehmen. Dieselben sind ursprünglich auch nichts Anderes als Podobranchien, die in Folge der Verkürzung des Coxalgliedes auf die Pleuren, beziehungsweise den weichhäutig gebliebenen Zwischenbezirk, die Gelenkhaut, gerückt sind. Allerdings ist es bei der ersten Betrachtung nicht leicht, sich die Grenzen des basalen Extremitätenstückes nach der Rumpfwand hin während der phylogenetischen Entwicklung als veränderlich vorzustellen; wenn man jedoch erwägt, dass in einzelnen Malakostrakengruppen das Coxalglied der Brustgliedmasse ganz zum Epimerenstück des Segmentes werden kann, ohne dass eine Grenzlinie zurückbleibt (z. B. Phronimiden und Verwandte) und dass andererseits innerhalb des Extremitätengliedes eine secundäre Gliederung in zwei und mehr Glieder eintreten kann, so verliert jene Anschauung den Schein des Absonderlichen. Oder sollte man etwa die Kiemen der Phronima und anderer Hyperiden morphologisch für andere Bildungen [1]) als die der Crevettinen erklären,

[1]) Wie es Boas, wenn ihm die Thatsache überhaupt bekannt wäre, wahrscheinlich thun würde. Erklärt derselbe doch die Kiemen der Euphausiden (Thysano-

weil jene an der Körperwand, diese an den Epimeralgliedern der Beine entspringen?

Die Dreizahl der an jeder Gliedmasse hervorwachsenden Kiemenknospen dürfte auf ein primitives, jedoch keineswegs primäres Verhältniss hinweisen; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass derselben eine geringere Zahl von Erhebungen vorausging. Wäre die Vorstellung begründet, dass ursprünglich nur ein einziger Kiemenanhang vorhanden gewesen sei, so würde der auch sonst naheliegende Gedanke zu erwägen sein, ob nicht die in einfacher Zahl auftretenden Kiemen der Euphausiden und Lophogastriden dem primären Verhalten näher stehen und ob nicht die drei Aeste, in welche sich der ganz kurze Stamm dieser Kiemen spaltet, nach Einschmelzung jenes zu drei selbständigen, den Knospen a, b, c entsprechenden Erhebungen geworden sind?

Mit Rücksicht auf die Podobranchien ergibt sich aus dem Verhalten der Penaeuslarve, dass jede Podobranchie aus einer vorderen, bald nach hinten wachsenden Knospe des schlauchförmigen Epipoditen entsteht. Nur am ersten Maxillarfusse wächst dieselbe nach vorn und bildet den vorderen Zipfel des Epipodialanhangs, der sonach dem Kiemenstück entspricht und für manche Astaciden (Astacopsis) auch Kiemenfäden entwickeln kann. Bei dem merkwürdigen der Penaeidengruppe zugehörigen Cerataspis bilden sich die Kiemenanlagen sämmtlicher Epipoditen zu ganz ansehnlichen Kiemenbäumchen aus. Aehnliches gilt auch für die Homaridengruppe (Astaciden), deren besondere Podobranchiengestaltung aus dem Verhältniss der Kiemenknospe zur Epipodialanlage erklärbar ist. Wenn wir z. B. beobachten, dass bei den Astacinen der Podobranchienstamm sich erst an seinem oberen Ende in zwei Theile, in die nach vorn gelegene „Feder" und die hintere, der Länge nach etwas gebogene „Lamina" spaltet, so wird diese Besonderheit durch die fast in ganzer Länge stattgefundene Verschmelzung der zur Feder entwickelten Kiemenanlage und des zur Lamina umgestalteten Epipodialschlauches begründet. Bei den Homarinen unterbleibt die Verschmelzung, daher erscheint der Stamm der Podobranchie der Länge nach in Feder und Lamina gespalten, so dass die Basis des Beinanhangs vorn die Feder trägt und sich nach hinten in den der Breite nach zusammengerollten Epipoditen fortsetzt.

poda) für morphologisch ganz andere Gebilde, als die Decapodenkiemen und ebenso wieder die von Lophogastriden, weil sie nicht vom Basalgliede entspringen, daher nicht Epipoditen sein könnten, für wiederum andere, von jenen beiden verschiedene eigenartige Auswüchse.

Bei Penaeus entwickelt sich nur die Kiemenanlage am Epipoditen des zweiten Kieferfusses zu einer Kieme, während die der nachfolgenden Gliedmassen wieder rückgebildet werden (Fig. 28). Auch von den dorsal gelegenen Kiemenanlagen der Larve fallen ein oder zwei der letzten Segmente am ausgebildeten Thiere aus, wenigstens an den von mir näher untersuchten Arten, und unter diesen auch bei P. brasiliensis. Bei dieser Art, sowie bei P. indicus, caramote, semisulcatus und carinatus ist zwar die Pleurobranchie des letzten Segmentes vorhanden, dagegen eine der drei Kiemen des vorletzten Segmentes (wahrscheinlich Arthrobranchie) hinweggefallen.— Bei P. monoceros, affinis und membranaceus fehlt aber auch die Pleurobranchie des letzten Segmentes, so dass wir für die drei letzteren P.-Arten folgende reducirte Kiemenformel erhalten:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	1	0 = 1 + Ep
VII S	Ep + 1	0	1	1 = 3 + Ep
VIII S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
IX S	Ep	1	1	1 — 3 + Ep
X S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XI S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XII S	0	0	1	1 = 2
XIII S	0	0	0	0 = 0
	6 Ep + 1	+ 4	+ 7	+ 6 = 18 + 6 Ep

Bei allen von mir näher untersuchten Arten sind am vorletzten Segmente der Brust nur zwei Kiemen vorhanden, von denen die vordere mehr verdeckte Kieme der Reihe c' angehört, die grössere, mehr distalwärts liegende wegen ihres beträchtlicheren Abstandes vom Basalglied als Kieme c zu deuten sein würde, während sie ihrer weit nach vorn gerückten Lage halber einer Arthrobranchie (b) gleicht.

Die Kiemen von Penaeus können weder in die Kategorie der Trichobranchien, noch in die der Phyllobranchien aufgenommen werden, nehmen vielmehr eine Zwischenstellung zwischen beiden ein, welche sich aus den Kiemen der Euphausiden ableiten lässt. Die Seitenstrahlen, welche den Radien einer Feder vergleichbar am Kiemenschafte in zwei gegenüberstehenden Reihen sich erheben, bilden wiederum an der dem Körper zugewendeten Seite secundäre Nebenstrahlen, deren Anordnung eine überaus regelmässige ist.

Die ersteren strecken sich meist zu bedeutender Länge und krümmen sich nach der vom Körper abgewendeten Seite in der Art, dass längs des Kiemenschaftes zwischen den gekrümmten Strahlen ein canalartiger Raum entsteht, dessen Längsspalte an beiden verjüngten Enden der Kieme zu einer weiten Oeffnung wird, indem hier die kurzen Seitenstrahlen ihre geradgestreckte Form bewahren. Die Nebenstrahlen (zweiter Ordnung) erheben sich an der freien Aussenfläche jener, und zwar der Kiemenbasis zugewendet in einer einzigen Reihe. Bei genauerer Untersuchung findet man nun aber, dass sich jeder Nebenstrahl in zwei Schläuche spaltet, deren gemeinsames Stück mit der Annäherung an den Stamm sich mehr und mehr verkürzt, bis endlich beide zu einem Nebenstrahl gehörigen Schläuche nebeneinander entspringen. Aus diesem Befunde könnte man ableiten, dass sich auch hier anfangs zwei einander gegenüberstehende Reihen von Knospen an der Aussenkante der Seitenstrahlen erhoben, die, paarweise aneinandergerückt, wie die Kiemenblättchen der Fische durch Querbrücken vereinigt, schliesslich zu den gestielten zweizipfligen Nebenstrahlen wurden. Denken wir uns nun die Hauptstrahlen erweitert und ihre Nebenstrahlen zu einfachen Blättern verbreitert, so erhalten wir die Phyllobranchie der Garneelen und Brachyuren, während die Trichobranchie aus einer anderen Modification ihre Erklärung findet. Indessen ist die Möglichkeit nicht widerlegt, dass es wie an den Kiemenästen der Euphausiden ursprünglich nur eine einzige Reihe von Schläuchen war, welche dann später die Nebenschläuche bildete.

Die Kiemen der Gattung Stenopus (Fig. 29) stimmen nach Lage und Zahl im Wesentlichen mit Penaeus überein, zeigen jedoch in ihrer Gestalt einige, zum Theil schon von Huxley hervorgehobene Modificationen, welche sich an das Verhalten der Jugendform enger anschliessen. Die Epipoditen haben bei geringer Grösse den Charakter zarthäutiger Schläuche bewahrt, und die Kiemen haben nicht jene Complicationen gewonnen, welche die Kiemen von Penaeus auszeichnen. Die Seitenstrahlen sind einfach geblieben, jedoch fadenförmig verlängert und durch neue, am Kiemenschaft selbst hervorgewachsene Reihen von kürzeren Schläuchen ergänzt. Dabei ist die zweizeilige Anordnung der primären Strahlen nicht gestört, während die an der Dorsalseite secundär entstandenen kürzeren Schläuche nicht so streng die Anordnung in Reihen einhalten. Mit dieser Modification, welche von demselben Ausgangspunkte einer mit zwei gegenüberstehenden Reihen von Seitenstrahlen versehenen Kieme abzuleiten ist, erscheint

die Trichobranchie[1]) vorbereitet, an welcher die ursprünglich zweizeilige Stellung der fadenförmigen Nebenschläuche mit der Vermehrung derselben eine unregelmässige wird. Interessant ist die ansehnliche Ausbildung der Epipodialkieme am zweiten Kieferfusse, welche an keiner der nachfolgenden Gliedmassen zur Entwicklung kommt, dagegen in einem anderen Vorsprung des schlauchförmigen Epipoditen des dritten Kieferfusses ihr Aequivalent erkennen lässt. Am ersten Kieferfusspaare ist auch eine ganz ansehnliche Kieme vorhanden, die Huxley unrichtiger Weise in Zweifel stellt und wahrscheinlich auf das nachfolgende Kieferfusspaar bezogen hat, dessen Kiemenzahl zu hoch angegeben wird und sich neben der erwähnten Epipodialkieme auf eine einzige wohl zur Reihe c gehörige Kieme beschränkt.

Demnach würde die Formel für Stenopus folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	1[2])	0 = 1 + Ep
VII S	Ep + 1	0	1	0 = 2 + Ep
VIII S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
IX S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
X S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XI S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XII S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XIII S	0	0	0	1 = 1
	7 Ep + 1	+ 5	+ 7	+ 6 = 19 + 7 Ep

Ueberraschend war es mir, bei der zu den Penaeiden zu stellenden Gattung Sicyonia die Pleurobranchien bedeutend reducirt zu finden. Die Epipoditen verhalten sich ihrer Form nach ganz ähnlich wie bei Penaeus und sind auch nahezu in der gleichen Zahl vorhanden, dagegen trifft man ausser den Arthrobranchien (b) nur eine hintere Kiemenreihe, welche der Reihe c entspricht. Freilich ist es in Fällen mit stark reducirter Kiemen-

[1]) Die Kiemen der verschiedenen Stenopusarten verhalten sich in der Ausbildung des Trichobranchien-Charakters nicht gleich, indem bei St. spinosus des Mittelmeeres die zweizeilige Anordnung der Nebenschläuche weit mehr durchgeführt zeigt, als bei St. hispidus von Ceylon, deren Kiemen sich den Trichobranchien der Astaciden annähern.

[2]) Die Deutung der Kieme des ersten Kieferfusses als der Reihe c angehörig ist dem Verhalten von Penaeus entlehnt, demnach nicht sicher, möglicherweise handelt es sich hier um Kieme b. Das Gleiche gilt von der hinteren Kieme des Segmentes VII, von der es schwer zu entscheiden ist, ob dieselbe b oder c entspricht.

zahl misslich, ohne Kenntniss der Jugendform lediglich nach dem Befunde des ausgebildeten Thieres zu entscheiden. Nach diesem zu urtheilen, würde die Pleurobranchie ausgefallen und nur am zweiten und dritten Kieferfusse in rudimentärer Form erhalten sein.

Die Kiemenformel für Sicyonia würde somit folgende sein:

	a	b	c	c'	
VI S	Ep (dicker Schlauch)	0	0	0	= Ep
VII S	Ep + 1 (sehr gross)	0	1	1 (klein)	r = 3 + Ep
VIII S	0	1	1	1 (klein)	= 3 + Ep
IX S	Ep	1	1	0	= 2 + Ep
X S	Ep	1	1	0	= 2 + Ep
XI S	Ep	1	1	0	= 2 + Ep
XII S	0	0	1	0	= 1
XIII S	0	0	0	0	
	5 Ep + 1	4	6	2	= 13 + 5Ep

Auffallend erscheint die mächtige Entwicklung der Epipodialkieme des zweiten und der völlige Ausfall des Epipoditen am dritten Kieferfusse (Fig. 30).

Vollkommen nach dem Penaeidentypus gebaut sind die Kiemen der merkwürdigen Cerataspis monstruosus Gray (Cryptopus Defrancii Latr.), über welche A. Dohrn und später Boas Mittheilungen gemacht haben. Sicher ist diese bizarr gestaltete Crustaceenform kein Schizopode, für den dieselbe von Dohrn gehalten wurde — ein Irrthum, vor dem allein schon die Anlage der Gehörblase im Grundglied der ersten Antenne, sowie die typische Gestalt der zweiten Maxille hätte schützen müssen — sondern ein Decapode, jedoch auch kein ausgebildetes Geschlechtsthier, sondern eine ungewöhnlich grosse Larve aus der Penaeidengruppe, wie schon Boas richtig bemerkt hat. Für die Larvennatur der bislang bekannt gewordenen Exemplare spricht nicht nur die Gestalt der Antennen und der Beine, sondern auch die ganz unvollständige Ausbildung der Abdominalfüsse, deren Aeste noch schlauchförmig sind und der Borsten entbehren; die Zugehörigkeit zu den Penaeiden aber wird nicht nur aus der Beschaffenheit der Mundwerkzeuge und Gliedmassen, sondern auch der Kiemen über allen Zweifel erhoben. Möglich bleibt es immerhin, dass beim Eintritte in die Geschlechtsreife die Körpergestalt noch wenig verändert wird und den Cerataspis-Charakter verliert; als sicher ist anzunehmen,

Google

dass nicht nur die Antennen und Abdominalfüsse, sondern auch den Brustbeine eine andere Form gewinnen, und dass an den letzteren die schwachen Endopoditen auf Kosten der enorm entwickelten Schwimmfussäste eine Vergrösserung erfahren und den scharfen Gegensatz zum Stammgliede verlieren.[1])

Die muschelartige Auftreibung des Schalenpanzers mit seiner ganz absonderlichen Sculptur steht wahrscheinlich mit der mächtigen Entwicklung der Kiemen, zu deren Unterkunft eine umfangreiche Kiemenhöhle erforderlich ist, in Wechselbeziehung. Die Kiemen sind in der Entwicklung begriffene Phyllobranchien, und nicht, wie Dohrn[2]) angibt, „an jeder Gliedmasse in drei- bis fünffache einzelne Theile gespalten", sondern der Zahl nach ähnlich wie bei anderen Penaeiden über Kieferfüsse und Beine vertheilt. Ich fand nur eine einzige Kiemenreihe hinter und über den als solche erkennbaren Arthrobranchien vor im Gegensatze zu Boas, der eine grössere Kiemenzahl angibt. Dagegen sind Podobranchien oder Epipodialkiemen an allen Gliedmassen, mit Ausnahme der beiden letzten Beinpaare und des ersten Kieferfusses, vorhanden.

Am grössten ist die Epipodialkieme des zweiten Kieferfusses, die der nachfolgenden Gliedmassen werden continuirlich schmächtiger und sind am Epipoditen des vorletzten Beinpaares nur noch als Rudimente nachweisbar. Die Epipoditen selbst stellen kleine Schläuche dar, an deren Basis das Kiemenbäumchen frei am Coxalgliede der Extremität suspendirt ist.

Die Thatsache, dass eine dem ausgebildeten Zustande nahestehende Penaeidenform Epipodialkiemen in so reicher Zahl besitzt, berechtigt zu dem Schlusse, dass es Penaeiden, beziehungsweise diesen eng verwandte Makruren gab, die nicht nur am zweiten Maxillarfusse, sondern auch an den übrigen Brustgliedmassen ansehnliche Epipodialkiemen trugen. Von solchen Formen aus wäre es möglich, den überaus verschieden gestalteten und oft bedeutend

[1]) Bei dem mir zu Gebote stehenden Exemplare, welches mit grosser Vorsicht untersucht wurde, waren die Kiemen in der rechten und in der linken Kiemenhöhle zu einer flachen scheibenförmigen Masse zusammengedrückt, die sich nur sehr schwer und nicht ganz vollständig in ihre Theile zerlegen liess. Trotz dieses Mangels glaube ich nicht, dass mir Wesentliches entgangen ist.

[2]) Von den in Dohrn's Abhandlung gegebenen Abbildungen erscheint die des drittletzten Beinpaares mit Rücksicht auf die drei Kiemenanhänge (Fig. 32) am meisten zutreffend.

vereinfachten Kiemenapparat sämmtlicher Decapoden in mehreren Reihen abzuleiten.

Noch in neuester Zeit werden von einzelnen Forschern die Gattungen Sergestes, Acetes, Leucifer und Verwandte, welche ich schon seit vielen Jahren als Familie gesondert habe, zu den Penaeiden gestellt. Wenn schon die Vergleichung des Körper- und Gliedmassenbaues gegen diese Zusammenstellung spricht, so wird diese vollends durch den Kiemenapparat widerlegt, welcher durch den völligen Ausfall der Arthrobranchien (Reihe b) und die Reduction der Epipoditen nebst Epipodialkiemen auf die Caridinen- oder Garneelreihe hinweist, dabei in der Gestaltung der Kiemenreihe b auffallende Besonderheiten zeigt.

Bei Sergestes finde ich Epipoditen nur noch an den beiden vorderen Kieferfusspaaren erhalten, am zweiten in Form eines Säckchens, neben welchem eine ansehnliche Podobranchie zur Entfaltung gelangt ist. Am ersten Kieferfusse ist keine Kieme, dagegen am zweiten noch eine kleine Branchie der Reihe b oder c als einfacher Blattanhang vorhanden (Fig. 31, 2c). Ausser der Pleurobranchienreihe c', welche in besonders mächtiger Ausbildung vom dritten Kieferfusspaare an bis zum vorletzten Beinpaare entwickelt ist, erscheint die Reihe c nur am drittletzten und vorletzten Segmente durch gefiederte Kiemen, an den voransgehenden Segmenten durch einfache Blattanhänge vertreten. Auch diese Kiemen sitzen aber von der Gelenkhaut weit entfernt an den Pleuren und erweisen sich somit als hintere Pleurobranchien, im Gegensatze zu Huxley's Auffassung, welcher diese Kiemenreihe überall als hintere Arthrobranchien dargestellt hat. Ihrem Baue nach sind die Sergestidenkiemen echte Phyllobranchien, deren Seitenfiedern je eine Reihe von Lamellen tragen.

Zur Controle dieser auf die Kiemeninsertion des ausgebildeten Thieres basirten Deutung war es wünschenswerth, das Verhalten der Kiemen im Jugendzustande zu vergleichen nnd sowohl die als Acanthosoma bekannten Mysisstadien, als die später folgende Mastigopusform zu untersuchen. Die ersteren entbehren noch, so weit es gestattet ist nach wenig gut conservirten Weingeist-Exemplaren zu schliessen, jeglicher Kiemenanlagen. Dagegen treten dieselben im Mastigopnsstadium als Knospen auf, die sich während der Entwicklung des hinteren Beinpaares weiter ausbilden. Anlagen zu den Kiemen der beiden vorderen Kieferfüsse habe ich an den mir zu Gebote stehenden Objecten nicht nachweisen können.

Die Kiemenformel für Sergestes würde demnach die folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	1	0 = 2 + Ep
VIII S	0	0	1	1 = 2
IX S	0	0	1	1 = 2
X S	0	0	1	1 = 2
XI S	0	0	1	1 = 2
XII S	0	0	1	1 = 2
XIII S	0	0	0	0 = 0
	2 Ep + 1	0	+ 6	+ 5 = 12 + 2 Ep

Bei der abnormen Sergestidengattung Leucifer[1]), welche die beiden im Mastigopusstadium vorknospenden hinteren Beinpaare gar nicht bilden, sind merkwürdiger Weise die Kiemen völlig geschwunden, ein Verhältniss, für welches in der Decapodengruppe weitere Beispiele nicht existiren dürften.

Am wenigsten verändert und im unmittelbaren Anschluss an die Penaeiden erweist sich der Kiemenapparat der Homariden (Astaciden) und Loricaten unter Einschluss von Polycheles (Eryon). Die grosse Uebereinstimmung ergibt sich am prägnantesten, wenn man die Kiemen der Hummerlarve zum Vergleiche heranzieht. In diesem Alter ist zwar bereits die Kiemenzahl vollständig, dagegen die Besonderheit der Trichobranchienform noch nicht ausgebildet. Auch lässt das Lagenverhältniss der Kiemenreihen von c und c' den Gegensatz von hinteren Arthrobranchien und Pleurobranchien nicht erkennen (Fig. 32). Im Gegensatze zu der jugendlichen Phyllobranchie, an deren Stamm nur zwei einander gegenüberstehende Knospenreihen vorhanden sind, erheben sich hier dorsalwärts von den beiden primären Reihen zwei Längsreihen etwas schwächerer Knospen, so dass der Stamm vierseitig erscheint. Indem mit dem fortschreitenden Wachsthum an der Dorsalseite des Kiemenstammes neue Knospenreihen auftreten und die Knospen zu Schläuchen heranwachsen, gewinnt die Kieme in den nachfolgenden Stadien allmälig die Trichobranchienform.

In erster Linie ist der Kiemenapparat der Homariden durch die mächtige Entwicklung der Podobranchien ausgezeichnet, welche an allen Brustgliedmassen mit Ausnahme des letzten und meist

[1]) Bei Acetes, deren Schalenduplicatur nicht in dem Masse wie bei Lucifer reducirt ist, scheinen nach W. K. Brooks' Abbildung Pleurobranchien vorhanden zu sein.

auch des ersten Paares (1. Maxillarfuss) vorhanden sind, und von dem zu einer breiten Lamelle umgestalteten Epipoditen getragen werden. Dieser Anhang hat die Bedeutung verloren, wie die Epipoditen der Penaeiden durch Bewegungen zwischen den Kiemen des betreffenden und des nachfolgenden Segmentes dem Ansatz fremder mit dem Wasserstrom und der Anhänfung eintretender Elemente entgegenzuwirken. Dafür sind aber auch die Schntzeinrichtungen zum besseren Verschlusse der Kiemenhöhle wohl auch im Zusammenhange mit der ausgesprochen kriechenden Locomotion weit vollständiger geworden. Andererseits erfahren die proximalen, im dorsalen Theil der Kiemenhöhle gelegenen Pleurobranchien eine mehr oder minder bedeutende Reduction (Homarns nnd die meisten Parastacinen) durch rudimentäre Zwischenglieder (Astacus, Astacoides) bis zum völligen Schwund (Cambarus). Von den wichtigsten der in dieser Reihe auftretenden Modificationen hat bereits Huxley in seiner trefflichen Schrift [1]) über die Classification und Verbreitung der Krebse ausreichenden Aufschluss gegeben, so dass ich von einer näheren Darstellung, die nur Detail über einige Loricatengattungen zu bringen vermöchte, absehen kann.

Die Kiemen der übrigen Decapodengruppen lassen sich vielleicht sämmtlich auf die der Homariden zurückführen, zunächst vermittelt durch Axius ähnliche Formen die der Thalassiniden, von denen aus wir vielleicht die Modificationen der Anomuren und Brachynren ableiten können. Schwieriger ist die Zurückführung des meist bedentend vereinfachten Kiemenapparates der Garneelen (Carididae), für die es zunächst unentschieden bleiben muss, ob dieselben als besondere Reihe von den Penaeiden aus oder, was mir weniger wahrscheinlich vorkommt, als Abzweigung von der Thalassinidengruppe entstanden ist. Allgemein finden sich bei den Garneelen in jeder Kiemenhöhle fünf Kiemen, welche den Segmenten der sogenannten Gehfüsse angehören und in der Regel continuirlich in der Reihenfolge von vorn nach hinten an Umfang zunehmen, mit Ausnahme der letzten Kieme, welche nicht selten merklich redncirt ist. Ihrer Insertion nach entsprechen dieselben den Pleurobranchien, indessen dürfte die Lage allein nicht für diese Deutung entscheidend sein und der Vergleich mit solchen, bis jetzt nicht bekannten Gattungen von entscheidender Bedentnng werden, bei welchen an einzelnen der

[1]) Für die in derselben aufgestellten Kiemenformeln würde sich keine wesentliche Aenderung ergeben. Die hinteren Arthrobranchien Huxley's sind eben den Kiemen der Reihe c gleichwerthig und an den als Podobranchien unterschiedenen Kiemen die als „Laminae“ entwickelten Epipoditen einzutragen.

fünf Brustsegmente ausser der Pleurobranchie (c') Huxley's hintere Arthrobranchie (c) erhalten ist. Zu diesen fünf ansehnlichen Kiemen kommen am zweiten und dritten Kieferfusspaare kleinere Kiemen hinzu, welche übrigens nicht bei allen Gattungen vorhanden sind, ferner ein Epipodit am ersten und am zweiten Kieferfusse, an letzterem sehr allgemein in Verbindung mit einer kleinen Epipodialkieme. Auch am dritten Kieferfusspaare und den nachfolgenden Gliedmassen können Epipoditen auftreten, welche dann meist zur Verbindung benachbarter Extremitäten in eigenthümlicher Weise gestaltet sind (Alpheiden). Bei einigen Gattungen (Pasiphaea, Pandalus, Rhynchocinetes) haben sich auch an mehreren Beinpaaren Arthrobranchien erhalten.

Ihrem Baue nach erweisen sich die Kiemen der Garneelen als vereinfachte Phyllobranchien, an deren Schafte die beiden Reihen von Seitenstrahlen breite Blätter geworden sind, welche keine Lamellen zweiter Ordnung entwickeln. Der zur Längsachse des Thieres schräg gestellte Schaft entspringt meist auf kurzer, papillenförmiger Erhebung, die meist ziemlich in seiner Mitte liegt, und verjüngt sich nach beiden Enden ziemlich gleichmässig. Im Besonderen bietet der Kiemenapparat nach den einzelnen Unterfamilien bemerkenswerthe Variationen. Bei Palaemon (Fig. 33) und Verwandten (Palaemonetes, Pontonia, Anchistia) finden sich ausser den fünf Pleurobranchien zwei Kiemen am Segmente des dritten Kieferfusses, eine grössere Arthrobranchie und eine kleine von dieser ganz verdeckte Pleurobranchie, die jedoch bei einzelnen Arten auch fehlen kann. Von den Epipoditen ist der des ersten Kieferfusses zweilappig, der des zweiten scheibenförmig, mit anhaftender Epipodialkieme. Auch am dritten Kieferfuss ist eine rudimentäre Epipodialplatte vorhanden.

Die Kiemenformel von Palaemon würde demnach folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep (r)	1	0	1 = 2 + Ep
IX S	0	0	0	1 = 1
X S	0	0	0	1 = 1
XI S	0	0	0	1 = 1
XII S	0	0	0	1 = 1
XIII S	0	0	0	1 = 1
	3 Ep + 1	+ 1		+ 6 = 8 + 3 Ep

Bei Anchistia und Palaemonetes habe ich die kleine Pleurobranchie des dritten Kieferfusses stets vermisst. Aehnlich verhalten sich die Crangoniden, bei denen die Reduction insofern noch weiter vorgeschritten ist, als auch die Epipodialkieme am zweiten Kieferfusse hinwegfällt.

Die Kiemenformel von Crangon ist demnach folgende:

	a	b	c	c′
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep	0	0	0 = Ep
VIII S	Ep	1	0	0 = 1 + Ep
XI S	0	0	0	1 = 1
X S	0	0	0	1 = 1
XI S	0	0	0	1 = 1
XII S	0	0	0	1 = 1
XIII S	0	0	0	1 = 1
	3 Ep	+ 1		+ 5 = 6 + 3 Ep

Bei Nika fehlt auch der Epipodit am dritten Kieferfusse.

In der Alpheidengruppe erhält sich ziemlich allgemein eine grössere oder geringere Zahl von Epipoditen, welche vom dritten Kieferfusse an die Bewegungen benachbarter Gliedmassen von einander abhängig machen. Wie die als Retinacula bekannten Anhänge am Innenast der Pleopoden die zu einem Paare gehörigen Abdominalfüsse an einander heften, so sind es am Mittelleibe die Epipoditen, welche zu kleinen Haftstangen umgestaltet, die aufeinanderfolgenden Brustgliedmassen jeder Seite verketten. Indem das Hinterende des Epipoditen mit einem Haken endet, welcher eine Gruppe von Haarborsten am vorderen Coxalrande des nachfolgenden Beines umgreift, wird eine Verbindung hergestellt, die sich etwa der Gurtstange zwischen den Rädern der Lokomotive vergleichen lässt. (Fig. 34.)

Bei Lysmata und Alpheus sind fünf solcher Epipodialstäbchen vorhanden und die Epipoditen der beiden vorderen Kieferfüsse in normaler Form entwickelt. Ausser den fünf Pleurobranchien findet sich im ersten Falle nur eine Arthrobranchie sowie eine kleine Pleurobranchie am dritten Brustsegment, ferner eine Epipodialkieme am zweiten Kieferfusse, so dass eine völlige Uebereinstimmung mit Palaemon besteht. Bei Alpheus ist dagegen nur die vordere Arthrobranchie vorhanden.

Digitized by Google

Die Kiemenformel von Lysmata würde demnach folgende sein:

	a	b	c	d
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep	1	0	1 = 2 + Ep
IX S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
X S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XI S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XII S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XIII S	0	0	0	1 = 1
	7 Ep + 1 + 1			+ 6 = 8 + 7 Ep

An Alpheus schliesst sich am nächsten Caridina und die derselben nahestehende Troglocaris an, deren Gehfüsse mit Ausnahme des letzten Paares ihre Exopoditen als ansehnliche Geisselanhänge erhalten haben. Die letztere Gattung besitzt fünf Paare von Epipoditen, welche die gleiche Seitenverkettung vermitteln, dazu kommen die hier reducirten Epipodialanhänge des vorderen und mittleren Kieferfusses. Am dritten Kieferfusse hat sich auch noch eine sehr kleine Pleurobranchie erhalten, so dass die Zahl der Kiemen um 1 grösser als bei Alpheus ist.

Bei Hippolyte sind die nämlichen mit Greifhaken endigenden Epipoditen vorhanden, deren Zahl freilich nach den Arten wechselt, indem zwei oder mehrere der hinteren Beinpaare derselben entbehren können. Dagegen trägt die Epipodialscheibe des zweiten Kieferfusses eine kleine Podobranchie. — Bei Athanas fehlt wiederum dieser Kiemenanhang, aber auch die Kieme des dritten Kieferfusses, welcher ebenso wie die drei nachfolgenden Beinpaare das mit Endhaken bewaffnete Epipodialstäbchen trägt. Dieselbe Reduction des Kiemenapparates auf die fünf Pleurobranchien der hinteren Brustsegmente findet sich bei der Gattung Virbius, deren Epipoditen vom dritten Kieferfusse an hinwegfallen.

Kiemenformel von Virbius viridis:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep	0	0	0 = Ep
VIII S	0	0	0	0 = 1
IX S	0	0	0	1 = 1
X S	0	0	0	1 = 1
XI S	0	0	0	1 = 1
XII S	0	0	0	1 = 1
XIII S	0	0	0	1 = 1
	2 Ep			+ 5 = 5 + 2 Ep

Zur Controle für die richtige Deutung des reducirten Kiemenapparates liegt es nahe, die Kiemenanlagen, welche sich meist verhältnissmässig spät, erst in der letzten Periode des Larvenlebens, entwickeln, zu vergleichen, zumal die Möglichkeit besteht, dass die Kiemenknospen in grösserer Vollständigkeit auftreten, und einzelne derselben wiederum rückgebildet werden. Indessen habe ich an den auf die Kiemenanlage näher untersuchten Larven von Palaemon, Crangon, Hippolyte, Virbius keine grössere Zahl von Kiemenanlagen nachweisen können. Zuerst knospen ausser den Epipoditen der Kieferfüsse die fünf Pleurobranchien der Gehfusssegmente als einfache Schläuche hervor, welche in dem am weitesten vorgeschrittenen Mysisstadium bereits die zweizeilige Differenzirung der blattförmigen Seitenstrahlen gewinnen. Die Kiemenanlagen der Kieferfüsse treten erst nachher deutlich hervor.

In grösserer Zahl als bei den besprochenen Garneelen sind die Kiemen bei der Gattung Atya (scabra) (Fig. 35) vorhanden, an welcher sich auch die Epipoditen fast sämmtlicher Gliedmassen erhalten haben. Dieselben bilden in gleicher Weise wie bei Alpheus und Verwandten schmale, nach hinten gerichtete Stäbchen, welche mittelst Greifzange enden (Fig. 35). Nur am vorderen Kieferfusse ist der Epipodit bläschenförmig und ganz rudimentär; am zweiten tritt an seiner Stelle eine ansehnliche Epipodialkieme auf. Am dritten Kieferfusse finden sich wieder zwei der Reihe b und c' angehörige Kiemen und am Segmente des ersten Gehfusses kommt zu der grossen Pleurobranchie noch eine kleinere Arthrobranchie hinzu.

Kiemenformel von Atya (scabra):

	a	b	c	c'
VI S	Ep (sehr klein)	0	0	0 = Ep
VII S	0 + 1	0	0	0 = 1
VIII S	Ep	1	0	1 = 2 + Ep
IX S	Ep	1	0	1 = 2 + Ep
X S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XI S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XII S	Ep	0	0	1 = 1 + Ep
XIII S	0	0	0	1 = 1
	6 Ep + 1	+ 2		+ 6 = 9 + 6 Ep

Indessen gibt es Garneelgattungen mit noch grösserer Kiemenzahl und mehreren wohl erhaltenen Arthrobranchien der Gehfusssegmente. Es sind dies Pasiphaea, Pandalus und Rhynchocinetes. Die erstere, von De Haan wegen der Geisseläste an den

Gehfusspaaren mit den Penaeiden vereinigt, beansprucht ohne Zweifel auch mit Rücksicht auf die eigenthümliche Gestaltung der Mundwerkzeuge eine gesonderte Stellung. Der Kiemenapparat der auffallend comprimirten pelagisch lebenden Pasiphaea (sivado) besteht aus den fünf für die Garneelen so charakteristischen Pleurobranchien, von denen freilich die hinterste zu einer rudimentären Lamelle geworden ist. Dazu kommen noch drei kleinere Arthrobranchien an den drei vorderen Gehfusspaaren. Auffallend erscheint der völlige Mangel von Kiemen an den drei Maxillarfusspaaren, von denen nur das vordere ein Epipodit-Rudiment besitzt. Jede der vorhandenen Kiemen erweist sich als schmale langgestreckte Phyllobranchie mit unvollständiger hinterer Blätterreihe, welche viel kürzer als die vordere bleibt, so dass der vordere, dorsalwärts gerichtete Theil des Schafts nur an seiner Vorderseite Blättchen trägt (Fig. 36).

Die Kiemenformel von Pasiphaea (sivado) ist daher folgende:

	a	b	c	d
VI S	Ep r	0	0	0 = Ep r
VII S	0	0	0	0 = 0
VIII S	0	0	0	0 = 0
IX S	0	1	0	1 = 2
X S	0	1	0	1 = 2
XI S	0	1	0	1 = 2
XII S	0	0	0	1 = 1
XIII S	0	0	0	1 = 1
	Ep r	+ 3		+ 5 = 8 + Ep r

Eine noch grössere Zahl der Kiemen finden wir bei der Gattung Pandalus (Narval), welche ausser der Epipodialkieme des zweiten Maxillarfusspaares fünf Arthrobranchien und sechs Pleurobranchien trägt (Fig. 37).

Die Formel gestaltet sich daher folgendermassen:

	a	b	c	d
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep	1	0	1 = 2 + Ep
IX S	0	1	0	1 = 2
X S	0	1	0	1 = 2
XI S	0	1	0	1 = 2
XII S	0	1	0	1 = 2
XIII S	0	0	0	1 = 1
	3 Ep + 1	+ 5		+ 6 = 12 + 3 Ep

Ganz ähnlich verhält sich der Kiemenapparat von Rhynchocinetes (Fig. 38), an welchem dieselben 12 Kiemen erhalten sind, jedoch ein anderes Grössenverhältniss zeigen. Zu den Kiemen kommen jedoch noch eigenthümlich gestaltete Epipoditen an den Gehfüssen der vier vorderen Paare. Diese Anhänge haben einen hakenförmigen Fortsatz am vordern Ende und entbehren der hintern Greifzange.

Einen von den Garneelenkiemen merklich abweichenden Charakter zeigt der Kiemenapparat der Thalassiniden, welcher von dem der Homariden aus unter Vermittlung Axius ähnlicher Formen abzuleiten sein dürfte. In erster Linie ist der Ausfall der Pleurobranchien bezeichnend, von denen sich unter den bislang näher bekannt gewordenen Gattungen lediglich bei Axius drei erhalten haben. Die beiden Arthrobranchienreihen dagegen sind sehr vollständig entwickelt und auch die Epipoditen meist nahezu vollzählig geblieben, in einigen Fällen dagegen fast ganz verschwunden.

Leider war es mir nicht möglich, die den Homariden sich annähernde Gattung Axius durch eigene Anschauung kennen zu lernen und näher auf die Kiemen zu untersuchen, so dass ich mich darauf beschränken muss, die Kiemenformel Huxley's mit geringen Aenderungen zu reproduciren.

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	r.[1]	0	0 = 1 + r. + Ep
VIII S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
IX S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
X S	Ep + 1	1	1	1 = 4 + Ep
XI S	Ep + 1	1	1	1 = 4 + Ep
XII S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XIII S	0	0	0	0 = 0
	7 Ep + 5	+ 5+r+5		+ 3 = 18 + r. + 7 Ep

Bei Thalassina Fig. 39 finden wir vom zweiten bis vorletzten Brustsegmente sechs Epipoditen, von denen die vier vorderen Podobranchien tragen. Dazu kommen fünf Arthrobranchien — Huxley gibt deren sechs an und dürfte wohl die Podobranchie des zweiten Kieferfusses für eine Arthrobranchie gehalten haben

[1]) Möglicherweise zur Reihe c gehörig.

— sowie sechs der Reihe c angehörige Kiemen, so dass sich folgende Kiemenformel für Thalassina ergibt:

	a	b	c	c'	
VI S	0	0	0	0 =	0
VII S	Ep + 1	1[1])	0	0 =	2 + Ep
VIII S	Ep + 1	1	1	0 =	3 + Ep
IX S	Ep + 1	1	1	0 =	3 + Ep
X S	Ep + 1	1	1	0 =	3 + Ep
XI S	Ep	1	1	0 =	2 + Ep
XII S	Ep	1	1	0 =	2 + Ep
XIII S	0	0	0	0 =	0 + Ep
	6 Ep + 4	+ 6	+ 5		= 15 + 6 Ep

Ein besonderes Interesse beansprucht die Form der Kiemen, von der bereits Huxley mitgetheilt hat, dass sie, ebenso wie bei den Kiemen von Axius, die Trichobranchien dem Phyllobranchien-Typus näher führe, indem der Kiemenstamm ausser den branchialen Filamenten auch breite, blattförmig ausgedehnte Anhänge trage. Die nähere Untersuchung lässt in der That eine bemerkenswerthe Modification der Kiemenform nachweisen. Während der untere Theil der Kieme noch streng den Charakter der Trichobranchie einhält und mehrere zweizeilig angeordnete Reihen schlauchförmiger Blättchen trägt, gestalten sich in einiger Entfernung von der Basis des Kiemenschaftes an der vom Körper abgewendeten Seite die Blättchen der dorsalen Reihe zu lamellösen Platten, welche sich dorsalwärts umschlagen und nach dem freien Ende des Schaftes zu an Umfang beträchtlich zunehmen. An diesem über die grössere Hälfte des Schaftes sich erstreckenden Kiemenabschnitt entspringen die Blättchen der beiden Primärreihen in weiten Intervallen und gewinnen nach dem Kiemenende zu die Form von gekrümmten Häkchen (Fig. 40 b). In weit auffallenderem Grade sind die der lamellösen Plattenreihe entsprechenden dorsalen Blättchen der anderen, dem Körper anfliegenden Seite des Schaftes zu kleinen, durch weite Intervalle getrennten Schuppen umgestaltet (Fig. 40 a).

Noch vollständiger als bei Thalassina stellt sich der Kiemenapparat bei den bisher nach dieser Richtung nicht näher untersuchten Gattungen Calocaris (Macandreae) und Calliaxis (adriatica) heraus. In beiden Fällen finden wir noch am vorderen Maxillarfusse einen Epipodialschlauch, so dass sieben Epipoditen vorhanden

[1]) Möglicherweise zur Reihe c gehörig.

sind, von denen sogar fünf Kiemen tragen. Während diese aber bei Calocaris einen ausgesprochenen Trichobranchien-Charakter besitzen, nähern sich dieselben bei Calliaxis der Phyllobranchie durch die fast lamellöse Form ihrer büschelförmig gruppirten Blätter. Abgesehen von diesem Unterschied, differiren beide Gattungen, wie die Kiemenformeln erweisen, auch in der Zahl der Arthrobranchien und in dem Grössenverhältniss der den Kieferfusssegmenten zugehörigen Kiemen, welche bei Calocaris ausserordentlich klein sind.

Die Kiemenformel von Calocaris (Macandreae) Fig. 43:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep.
VII S	Ep + 1 (Kieme sehr kl.)	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep + 1 (Kieme klein)	1	1	0 = 3 + Ep
IX S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
X S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
XI S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
XII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
XIII S	0	0	0	0 = 0
	7 Ep + 5	+ 5	+ 5	= 15 + 7 Ep

Kiemenformel von Calliaxis (adriatica) Fig. 44:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	1	0	0 = 1 + Ep
VII S	Ep + 1 (Kieme gross)	1 (klein)	1 (klein)	0 = 3 + Ep
VIII S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
IX S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
X S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
XI S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
XII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
XIII S	0	0	0	0 = 0
	7 Ep + 5	+ 7	+ 6	= 18 + 7 Ep

Bei den Gattungen Callianassa und Gebia sind die Podobranchien vollständig ausgefallen und nur 11 oder 10 Kiemen der Reihe b und c von verschiedener Phyllobranchienform zurückgeblieben. Von den Epipoditen hat sich bei Callianassa Fig. 41 der des ersten Maxillarfusses als ansehnliche zweilappige Lamelle (nach Art von Nebalia), sowie ein Rudiment am zweiten Kieferfuss erhalten. Gebia dagegen hat sämmtliche Epipoditen verloren.

Kiemenformel von Callianassa (subterranea):

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep r	1[1]	0	0 = 1 + Ep r
VIII S	0	1	1	0 = · 2
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	1	1	0 = 2
XI S	0	1	1	0 = 2
XII S	0	1	1	0 = 2
XIII S	0	0	0	0 = 0
	2 Ep + r	= 6	+ 5	= 11 + Ep + r

Kiemenformel von Gebia (littoralis):

	a	b	c	c'
VI S	0	0	0	0 = 0
VII S	0	0	0	0 = 0
VIII S	0	1 (sehr klein)	1 (klein)	0 = 2
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	1	1	0 = 2
XI S	0	1	1	0 = 2
XII S	0	1	1	0 = 2
XIII S	0	0	0	0 = 0
	0	5	+ 5	0 = 10.

Auch bei den Thalassiniden wachsen die Kiemen erst in den späteren Larvenstadien hervor, ohne dass Knospenanlagen für Pleurobranchien auftreten, deren Anlage somit in der Ontogenese verschwunden ist. Dagegen weist die Art und Weise, wie die Kiemenknospen auftreten, auf einen von der ursprünglichen Entstehung abweichenden, zusammengezogenen Vorgang hin, insoferne vordere und hintere Arthrobranchien — und Gleiches finden wir auch bei den Anomuren wieder — anfangs gemeinsame Erhebungen sind, die sich erst später von einander trennen.

Bislang hat man der Gestaltung der Larvenkiemen überhaupt kaum irgendwelche Beachtung geschenkt, so dass es nicht auffallen kann, wenn auch der kürzlich von G. O. Sars[2]) eingehend dargestellte Gebia- und Calocaris-Entwicklung der Kiemenanlagen keine eingehende Berücksichtigung zu Theil wurde.

[1]) Möglicherweise zur Reihe c gehörig.

[2]) G. O. Sars: Bidrag til kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. I. Nephrops — Calocaris — Gebia.

Bei Gebia scheinen die Kiemen überhaupt erst in der postlarvalen Jugendform aufzutreten, während sie bei den übrigen Thalassiniden, soweit die Larven derselben bekannt wurden, schon im Mysisstadium vorhanden sind. So wenigstens bei Callianassa und Calliaxis. Das Mysisstadium von Callianassa, in der gesammten Körperform der früher von mir beschriebenen Zoëa[1]) überaus ähnlich (Fig. 41), besitzt bereits sämmtliche Brustfüsse, trägt jedoch lediglich an den drei Kieferfusspaaren Schwimmfussäste, indem die Exopoditen der Gehfüsse nur durch kurze borstenlose Erhebungen vertreten sind. Der letzte ventralwärts nach vorn umgeschlagene Gehfuss entbehrt auch dieses Exopoditrudimentes. Von Pleopoden sind nur drei Paare, die des dritten bis fünften Abdominalsegmentes, vorhanden und auch die Gliedmasse der breitrandigen Schwanzflosse erscheint noch nicht als gesonderter Anhang. Am zweiten Segmente findet sich noch ein Rest des von den Penaeiden her vererbten Dorsalstachels, der auch an der Larve von Calocaris wiederkehrt. An den Brustfüssen und dem hinteren Kieferfusse haften bereits die Anlagen der Arthrobranchien, wie auch schon am vorderen Kieferfusse der ansehnliche Epipodialschlauch hervortritt. Als besonders bemerkenswerth erwähne ich noch das Vorkommen einer Schalendrüse am zweiten Maxillenpaare (Fig. 41 S. Dr.), die bisher unter den Decapoden nur bei Sergestidenlarven nachgewiesen wurde. Bezüglich der Calliaxislarve habe ich vorauszuschicken, dass diese keine andere als die kürzlich[2]) von mir beschriebene, aber unbestimmt gebliebene Larve ist, die durch ihren stabförmig gestreckten Leib und den engen stielartig ausgezogenen Kopf an Lucifer erinnert. Die Mysisstadien dieser Larve von 12—15 Millimeter Länge mit sämmtlichen Brustbeinen und vier Pleopodenpaaren ausser der mächtig entwickelten Fächergliedmasse weisen in ihren Merkmalen auf die Thalassinidengruppe hin (Mangel des ersten Pleopodenpaares, Stachelbewaffnung des Telsons, Gestaltung der Maxillarfüsse und Gehfüsse) und stimmen speciell den Kiemenanlagen nach so vollständig zu Calliaxis, dass die Zugehörigkeit zu dieser Gattung auch ohne den Beweis directer Züchtung als zweifellos gelten kann. Die ausgeprägte Sensenform der linksseitigen Mandibel ist noch erhalten (Md.). Der grosse Exopodit der zweiten Maxille entbehrt

[1]) C. Claus: Crustaceensystem, l. c. p. 55, Taf. VIII, Fig. 1—7.

[2]) Vgl. C. Claus: Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arbeiten des zoologischen Institutes etc. etc. Tom. V, 1884, p. 32, Fig. 48, 49, 50.

des Borstenbesatzes, die Endopoditen der beiden vorderen Maxillarfüsse besitzen eine ähnliche Form und Gliederung, wie wir sie in den Mysisstadien von Gebia und Calocaris antreffen, dagegen entbehrt der Endopodit des dritten Kieferfusses der Borstenbewaffnung und lässt ans seiner indifferenten Gestaltung, ebenso wie die Endopoditen der nachfolgenden Gehfüsse, auf den seitherigen Nichtgebrauch dieser Anhänge zurückschliessen, deren Exopoditen in gleicher Weise wie die der Kieferfüsse als Geisseläste fungiren. Am vorletzten Beinpaare ist der Exopodit ein functionsloses Rudiment, am letzten Paare fehlt derselbe vollständig. Es verhalten sich somit die Gliedmassen der Brust ganz ähnlich wie im entsprechenden älteren Mysisstadium von Gebia littoralis.[1]) Dagegen erscheinen die Kiemenanlagen, die bei Gebia entweder noch ganz fehlen oder so rudimentär sind, dass sie von Sars nicht dargestellt wnrden, von bedeutender Grösse und bereits mit seitlichen Faltungen, den Anlagen der Seitenblätter, versehen. Nicht nnr sämmtliche Kiemen der Reihe b und c, sondern auch die Podobranchien sind als Differenzirungen der Epipoditen nachweisbar, so dass sich die Kiemenformel unserer Larve (Fig. 45) mit der von Calliaxis deckt. Es wird daher aus diesem Verhalten der Kiemen wahrscheinlich, dass schon mit der nächstfolgenden Häutung die jüngste Calliaxisform zu Tage kommt und nicht etwa noch eine der „Pseudolarve“ von Calocaris ähnliche Halbpuppe mit indifferenter Kieferform und borstenlosen Fächergliedmassen den Uebergang vermittelt. Im letzteren Falle scheinen die Kiemen kaum weiter vorgeschritten, als bei der Calliaxislarve, und die Podobranchien der Epipodialstämme noch nicht einmal so weit gesondert, dass sie von Sars[2]) als solche unterschieden wurden.

Der Kiemenapparat der Anomuren schliesst sich am nächsten an den der Thalassiniden an, besitzt jedoch in der Regel vier oder drei Pleurobranchien, so dass wir zur Ableitung desselben eine Thalassiniden-Gattung mit Pleurobranchien vorauszusetzen haben. Wenn ich früher befürwortet hatte, jene von M. Edwards aufgestellte Decapodengruppe aufzugeben und die in derselben enthaltenen Familien unter die Makruren und Brachyuren zu vertheilen, so wnrde ich zu diesem Vorschlage vornehmlich durch die Beziehungen der Albunealarven zu den Krabbenzoëen, sowie durch die Aehnlichkeit von Ranina und Albunea bestimmt,

[1]) Vergl. G. O. Sars, l. c., Taf. IV, Fig. 3.

[2]) Verg. G. O. Sars, l. c., Taf. II, Fig. 8—14.

die keineswegs bloss als eine äusserliche und auf secundärer Anpassung beruhende zu betrachten ist. Dieser Auffassung hat sich Smith auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung von Hippa durchaus angeschlossen. Andere Forscher, wie Huxley[1]) haben die Zwischengruppe in der von de Hann vorgeschlagenen Begrenzung (Anomala de Hann = Anomorpha Huxley) als natürliche Abtheilung aufrecht erhalten. Die Entscheidung in diesem oder jenem Sinne ist offenbar mehr Sache subjectiver Auffassung, ähnlich etwa wie die über die Aufstellung eines Protistenreiches zwischen Thieren und Pflanzen, und erscheint durchaus nicht von wesentlicher Bedeutung. Indessen dürfte es bei der Uebereinstimmung in vielen Merkmalen der gesammten Körperform und Gliedmassen, sowie der von mir selbst zuerst betonten Besonderheiten in der Metamorphose, durch welche die Anomuren-Familien zwischen langschwänzigen Decapoden und Krabben vermittelnd dastehen, doch wohl am zweckmässigsten sein, dieselbe als Zwischengruppe aufrecht zu erhalten.

Die auf die Metamorphose bezüglichen Besonderheiten werden durch die Thalassiniden vorbereitet, deren Zoëen, wie besonders die von Gebia und Calocaris, denen von Pagurus und Galathea ausserordentlich nahestehen. Ganz abgesehen von der Telsonform, die auch bei jungen Garneelzoëen eine sehr ähnliche sein kann, fällt die Uebereinstimmung in der Gestalt des Auges, der Maxillen sowie der spaltästigen Kieferfüsse und ganz besonders in dem Verhalten des dritten Maxillarfusspaares auf. Am Auge erscheint im Gegensatze zu den Larven von Palaemon, Crangon, Virbius, Hippolyte etc. das facettirte Sehfeld nicht gleichmässig gewölbt und mit gleich langen Krystallkegeln versehen; vielmehr enthält der hintere seitliche Abschnitt desselben längere Krystallkegel und bietet die Form eines stark prominirenden, wenn auch in den vorderen Theil ganz allmälig übergehenden Zapfens. Diese charakteristische Augenform ist nicht nur den Larven von Gebia, Calocaris, Callianassa und Calliaxis eigenthümlich, sondern kehrt auch bei allen mir näher bekannt gewordenen Anomurenlarven wieder. Bezüglich der Maxillarfüsse verliert schon bei den Thalassinidenlarven das dritte Paar die demselben bei den Garneellarven zukommende Bedeutung, während das vorderste bei diesem wenig umfangreiche und als Locomotions-

[1]) Huxley l. c., pag. 782.

[2]) J. E. V. Boas: Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Köbenhavn 1878, pag. 260.

organ ganz zurücktretende Maxillarfusspaar an Bedeutung gewinnt nnd hinter dem nachfolgenden Gliedmassenpaare an Umfang nur wenig znrücksteht. Am dritten Paare ist es meist nur der Exopodit, der als Geisselast zur vollen Entfaltung gelangt, während der Endopodit zwar nicht bei Calocaris und Callianassa, aber bei Gebia nnd Calliaxis erst später hervorwächst und bei mangelnder Borstenbewaffnung gleich den Endopoditen der fünf nachfolgenden Gliedmassen der Mysisstadien sich mehr indifferent verhält und ohne Function bleibt. Dasselbe Verhältniss kehrt bei den Anomurenlarven in noch schärferer Ausprägung wieder, indem sich der hintere Kieferfuss auf den als Geisselast entwickelten Exopoditen reducirt, und der Endopodit desselben gleich den nachfolgenden Gehfüssen ein mehr indifferenter functionsloser Schlauch bleibt. Erscheint die diesen Gliedmassen entsprechende Brustregion schon bei den Thalassiniden ziemlich gedrnngen, so ist sie vollends bei den Anomurenlarven in dem Masse verkürzt, dass die hervorsprossenden Beinpaare übereinander zu entspringen scheinen und in mehr oder minder ausgesprochenem Bogen zusammengedrängt liegen. Dazu kommt, dass diese Gliedmassen der Exopoditenanlage entbehren und während des Larvenlebens durchaus ohne Function sind, während bei den Thalassiniden in der Regel noch die drei vorderen Paare Schwimmfnssäste tragen oder doch wenigstens Rudimente dieser Anhänge anfweisen (Callianassa). Mit dieser Besonderheit, die in noch verstärktem Masse bei der Krabbenentwicklung wiederkehrt, büsst die vorgeschrittene Larve den Mysis-Charakter ein, während sich die Zoëagestalt im Wesentlichen erhält. Es erscheint daher passend, die älteren, mit allen Brustgliedmassen versehenen Larvenformen der Anomuren und Brachyuren, welche den Mysisstadien der Makrnren entsprechen, als „Metazoëa“ zn nnterscheiden. Am Abdomen sprossen die Pleopoden später als die gleichzeitig auftretenden Brustgliedmassen, und zwar bleibt in allen Fällen, wie bei den Thalassinidenlarven, das erste Abdominalsegment gliedmassenlos.

Die grösste Kiemenzahl unter den Anomuren finden wir bei den Galatheiden und Porcellaniden, welche ausser den zehn Arthrobranchien jederseits vier Pleurobranchien an den vier letzten Brnstsegmenten tragen. Am zweiten Kieferfuss fehlt der Epipodit vollständig, während der erste Kieferfuss einen plattenförmigen Epipodialanhang besitzt, zu dem bei Galathea noch ein Epipodit am dritten Kieferfusse, beziehungsweise bei G. squa-

m i f e r a, ähnliche Epipoditen an den drei vorderen Gehfüssen hinzukommen (Fig. 46—48).

Die Kiemenformel von G a l a t h e a (s q u a m i f e r a) ist daher folgende:

	a	b	c	c'	
VI S	Ep	0	0	0 =	Ep
VII S	0	0	0	0 =	0
VIII S	Ep	1	1	0 =	2 + Ep
IX S	Ep	1	1	0 =	2 + Ep
X S	Ep	1	1	1 =	3 + Ep
XI S	Ep	1	1	1 =	3 + Ep
XII S	0	1	1	1 =	3
XIII S	0	0	0	1 =	1
	5 Ep +	5 +	5 +	4 =	14 + 5 Ep.

Die Larven von G a l a t h e a, und Gleiches gilt von den zuerst als L o n c h o p h o r u s (E s c h s c h o l t z) beschriebenen P o r c e l l a n a larven, sind im vorgeschrittenen Metazoëa-Stadium bereits im Besitze der Kiemenanlagen, welche unmittelbar vor Uebergang in die postlarvale Form die seitlichen Blättchenreihen erkennen lassen (Fig. 49). Am Abdomen tragen dieselben ausser den Fächergliedmassen vier Pleopodenpaare am zweiten bis fünften Abdominalsegment. Die Galathealarven sind in diesem Alter den Pagnridenlarven so ähnlich, dass sie mehrfach für solche ausgegeben wurden, obwohl die Zahl der Pleopodenpaare vor der Verwechslnng schützen sollte. Ich selbst habe die G a l a t h e a larve[1]), deren jüngere und ältere Stadien von mir schon vor mehr als zwanzig Jahren als A n o m u r e n larven beschrieben und abgebildet wurden, irrthümlich auf P a g u r u s bezogen nnd später die Metazoëaform derselben in gleicher Weise als Paguridenlarve[2]) dargestellt. Aehnlich scheint in jüngster Zeit F a x o n[3]) getäuscht worden zn sein, indem er in die Entwicklungsgeschichte der Pagnriden Larven mit vier Pleopodenpaaren (Taf. XIII, Fig. 1, 3) aufnahm, welche der Gattung G a l a t h e a zugehören dürften.

[1]) C. C l a u s: Zur Kenntniss der Malakostrakenlarven. Würzburger naturw. Zeitschrift, Tom. II, 1861, pag. 40, Taf. II, Fig. 8—19. Es dürfte diese bislang völlig unbeachtet gebliebene Beschreibung die genaueste und vollständigste Darstellung der Galatheiden-Metamorphose enthalten.

[2]) D e r s e l b e: Crustaceensystem l. c., pag. 55, Taf. VIII, Fig. 14.

[3]) Selections from Embryological Monographs. I. Crustacea (Taf. XIII, Fig. 1, 3). Cambridge 1882.

Die Kiemen der Paguriden wiederholen bei einigen Gattungen, wie insbesondere bei Pagurus s. str., ziemlich genau den Kiemenapparat der Porcellana und Galathea, indem ausser den zehn Arthrobranchien die vier Pleurobranchien der hinteren Brustsegmente wiederkehren. Dagegen fallen sämmtliche Epipoditen hinweg. Bei Paguristes fehlt auch die letzte Pleurobranchie und bei Eupagurus bleibt von Pleurobranchien überhaupt nur noch die des vorletzten Brustsegmentes, so dass in diesem Falle eine Reduction der Kiemen vorhanden ist, wie sie Huxley als für Pagurus überhaupt giltig darstellte, während erst Boas über die für Pagurus s. str. und Paguristes hervorgehobenen Modificationen Aufschluss gab, deren Richtigkeit leicht zu constatiren ist.

Auch die Paguridenlarven besitzen in dem vorgeschrittenen Metazoëa-Alter die Kiemenanlagen, auf die bislang ebenso wenig, wie auf die Kiemenknospen an den Metazoëen von Galathea und Porcellana, Rücksicht genommen wurde. Die bislang von mir näher untersuchten Paguridenlarven beziehen sich, soweit es gestattet ist nach der Kiemenzahl zu urtheilen, auf die Gattung Eupagurus und besitzen im Metazoëa-Alter nur zwei oder drei Pleopodenpaare, indem ausser dem ersten Abdominalsegment auch am fünften, beziehungsweise vierten und fünften Segmente, die Beinanlagen fehlen (Fig. 50). An diesem Merkmal sind sie sofort von der Galathea- und Porcellanalarve mit vier Pleopodenpaaren zu unterscheiden; indessen fragt es sich, ob für die zu Paguristes, Pagurus s. str. gehörigen Larven, welche eventuell nach der Zahl der Kiemenanlagen von den Galathealarven nicht zu unterscheiden sein würden, die gleiche Verminderung der Pleopodenzahl charakteristisch ist.

Die Gattung Coenobita, welche als Zwischenglied von Pagurus und Birgus betrachtet werden kann und in einigen Merkmalen schon die Gestaltungsverhältnisse von Birgus besitzt, jedoch der grossen, zur Luftathmung dienenden Nebenhöhle des Brustschildes entbehrt, unterscheidet sich im Kiemenapparate von Pagurus durch die Rückbildung der zum dritten Kieferfuss- und ersten Gehfusspaare gehörigen Kiemen, welche nur durch je zwei Rudimente vertreten sind. Ausserdem sind die drei Kiemen des zweiten Gehfusssegmentes ihrem Umfang nach ausserordentlich reducirt. Die Kiemenformel von Coenobita würde also folgende sein:

	a	b	c	c'	
VI S	0	0	0	0	= 0
VII S	0	0	0	0	= 0
VIII S	0	r	r	0	= 2 r
IX S	0	r	r	0	= 2 r
X S	0	1 (klein)	1 (klein)	1 (klein)	= 3
XI S	0	1	1	1	= 3
XII S	0	1	1	1	= 3
XIII S	0	0	0	1	= 1
		3 + 2 r + 3 + 2 r + 3			= 10 + 4 r.

Bei der Gattung Birgus (latro), von der ich ein wohlerhaltenes Exemplar auf die Kiemen näher untersuchen konnte, ist die Reduction der letzteren minder weit vorgeschritten, indem die Kiemen sowohl des dritten Maxillarfusses, als des vorderen Beinpaares als wenn auch kleine, aber doppelreihige Phyllobranchien erhalten sind. (Fig. 51). Die Kiemenformel stimmt somit mit der von Pagurus überein, nur dass die vorderen vier Kiemen jederseits ausserordentlich klein sind. Der zur Luftathmung entwickelte Nebenraum der Kiemenhöhle zeigt die von C. Semper[1] näher beschriebene und richtig beurtheilte Gestaltung.

Die Kiemen von Lithodes, welche Gattung nebst Lomia de Haan (Hapalogaster) den Paguriden sehr nahe steht, wiederholen genau die Besonderheiten von Eupagurus.

In der Familie der Hippiden reducirt sich der Kiemenapparat in der Regel auf die Arthrobranchien, welche um so ansehnlicher entwickelt sind. So wenigstens bei den Gattungen Hippa und Remipes, an deren Kieferfusssegment nur eine Arthrobranchie erhalten bleibt, während die vier nachfolgenden Brustsegmente beide Arthrobranchien tragen. Bei Albunea finden sich am Kieferfusssegmente zwei Arthrobranchien, und am letzten Segmente eine kleine Pleurobranchie. Ausser dem grossen Epipoditen des ersten Kieferfusses hat sich hier auch am dritten Kieferfusse ein ansehnlicher, bisher übersehener Epipodit erhalten (Fig. 52). Die Kiemenformel von Albunea (symnista) ist demnach folgende:

[1]) C. Semper: Ueber die Lunge von Birgus latro. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Tom. 30, 1878.

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	0	0	0	0 = 0
VIII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	1	1	0 = 2
XI S	0	1	1	0 = 2
XII S	0	1	1	0 = 2
XIII S	0	0	0	1 = 1
	2 Ep	+ 5	+ 5	+ 1 = 11 + 2 Ep

Bezüglich der Entwicklnng des Kiemenapparates ist zu bemerken, dass derselbe auch bei den Hippiden bereits im Metazoëastadinm vollzählig angelegt ist. Ansser den beiden Arthrobranchien finden sich Anlagen von Pleurobranchien an der von mir beschriebenen Hippidenlarve, welche ich[1]) nach den vorgelegenen Anhaltspunkten als Albunealarve in Ansprnch genommen hatte. Die Richtigkeit dieser Deutung, auf deren Grund zuerst die Eigenthümlichkeiten der Hippidenlarven überhaupt und die nahe Beziehnng derselben zn den Krabbenlarven abgeleitet wnrde, hat inzwischen S. J. Smith[2]), welcher die Larven von Hippa talpoides aus dem Ei ziehen und durch alle Entwicklungsstadien bis zur Hippidenform verfolgen konnte, bestätigt. Da nämlich die Hippa-Larve nur zwei Paare von Geisselästen trägt, conform dem bei der ausgebildeten Hippa und Remipes fehlenden Exopoditen des dritten Kieferfnsses, so weist das Vorhandensein eines Geisselastes am entsprechenden Gliedmassenpaare unter Ausschluss jener Gattungen auf Albunea hin, an deren drittem Kieferfuss ein Exopodit erhalten ist. Dazu kommt das Vorhandensein einer Pleurobranchie am letzten Brustsegmente, welche in gleicher

[1]) Clans, Crnetaceensyetem l. c., pag. 59, Taf. IX, Fig. 1—10.

[2]) Sidney J. Smith, The Early stages of Hippa talpoidee etc. Transactions of the Connecticnt Academy of Arts and Sciences, vol. III, New Haven 1878, pag. 336. Wenn Smith bezüglich der von mir hervorgehobenen Aehnlichkeit zwischen der Albunea-Larve nnd Erichthns hinzugefügt, dass dieee Aehnlichkeit nicht auf einer tieferen morphologischen Uebereinstimmung bernhe, eo iet diese selbstverständliche Bemerknng um so überflüssiger, als eie beim Leeer die Voretellnng erzengen mnss, als handele es sich um eine Correctnr meiner Anffaseung nnd als habe ich die Aehnlichkeit nicht nnr für eine rein äusserliche, sondern wesentlich morphologieche Gestaltnng gehalten, während ich selbet doch auf letztere hin die nahe Beziehung zn der Brachynren-Metamorphose gründete nnd die Aehnlichkeit mit Erichthns als eine rein secundäre behandelte.

Weise auf Albunea hinweist. Anch an den drei vorausgehenden Brustsegmenten sind Plenrobranchien angelegt, die ich jedoch im ausgebildeten Znstande von Albunea nicht aufzufinden vermochte, im Gegensatze zu Boas, welcher Pleurobranchienrudimente am vorletzten und drittletzten Brustsegmente von Albunea hervorhebt und in dieser Hinsicht eine Uebereinstimmung mit dem Kiemenapparat der fraglichen Larve constatirt hat. Möglicherweise sind diese Pleurobranchienrudimente nur noch im jüngern Alter erhalten oder es ist ihr Vorkommen nach geographischen Variationen verschieden.

Offenbar sind es unter den Anomuren die Hippiden, deren Metamorphose an die der Brachyuren am nächsten und so unmittelbar anschliesst, dass ich auf Grnnd dieser nahen Beziehung der Larvenformen die Auflösung der Anomuren und die Vereinigung der Hippiden mit den Bracbyuren befürworten konnte. Smith hat sich dieser Auffassung auf Grund seiner Untersuchungen an Hippa-Larven nm so entschiedener angeschlossen, als er in dem Ausfall des dritten Zoëafusses als Bewegungsorgan der Hippa-Larve eine noch grössere Uebereinstimmung zu constatiren und sogar ein Megalopastadium zu unterscheiden vermochte. Er bezeichnet daher die Hippidenentwicklung als „essentially Brachyura development“ und hebt als einzigen und höchst wesentlichen Unterschied die Abwesenheit des dorsalen Schalenstachels der Krabbenzoëa hervor. Indessen bestehen thatsächlich doch bedeutendere Differenzen, und diese lassen die Hippidenverwandlnng — tiotz des Ausfalles der dritten Brustgliedmasse als Schwimmfuss bei Hippa — mit der Metamorphose der übrigen Anomuren als in engerem Verbande znsammengehörig erscheinen. Dahin gehört ausser der vollständigen Uebereinstimmung in der Endopoditenform der beiden Spaltfusspaare die frühzeitige Anlage der Fächergliedmassen, welche lange Zeit vor dem Auftreten der vorausgehenden Pleopodenpaare bemerkbar werden und zur Sonderung gelangen. Sodann sind die Pleopoden zweiästig, im Gegensatze zu den einfachen Schwanzfüssen der Brachyuren, während der Mangel des vorderen Pleopodenpaares auch für die Metazoëastadien der Krabben zutrifft. Bei diesen entwickeln sich stets die Fächergliedmassen den vorausgehenden Pleopoden conform als äussere Höcker, so dass das primäre Verhältniss in der Anfeinanderfolge der Gliedmassensprossnng wieder hergestellt ist. Allerdings kann auch im Metazoëastadium von Anomuren die frühzeitige Sondernng der Fächergliedmassen unterdrückt sein, so dass die vorausgehenden

Pleopodenpaare schon vorgewachsen sind, während der Fächer lediglich durch die einfache Telsonplatte repräsentirt ist. In diesem Falle, der für Porcellana[1]) zutrifft und auch schon für die Callianassa-Larve Geltung hat, zeichnet sich das Telson durch aussergewöhnlichen Umfang aus und birgt die Anlagen der Fächergliedmassen rechts und links unter dem Integument. Auch bei manchen Makruren, deren Metamorphose in die Embryonalentwicklung mit einbezogen ist, beobachten wir dieselbe Erscheinung, indem im Zusammenhang mit dem Nichtgebrauch des Fächers dessen Gliedmassen vom Integument noch umschlossen wird, wenn die vorausgehenden Pleopoden schon als äussere Anhänge vorgewachsen sind. Die ausschlüpfenden Jungen von Astacus — und dasselbe gilt für hochnordische Crangoniden mit grossen Eiern und directer Entwicklung — besitzen bereits die fünf Pleopodenpaare, aber noch eine einfache Schwanzplatte ohne gesonderte Fächergliedmassen.

Es erscheint von grossem Interesse, zu constatiren, dass auch die Larven der Apteruren (der zweiten Gruppe der Anomuren im Sinne von M. Edwards), welche de Haan unter Ausschluss von Lithodes und Lomia als „Dromiaceen" zu den Brachyuren stellt, denen der Anomuren s. str. (im Sinne der Anomala de Haan) näher stehen als den Krabbenzoëen. So weit wir nämlich über die Larven der Gattungen Dromia und Homola durch die allerdings unzureichenden Mittheilungen von Boas[2]) unterrichtet sind, besitzen dieselben in gleicher Weise wie die Larven von Albunea, Pagurus, Porcellana und Galathea einen als Schwimmfussast fungirenden Exopoditen am dritten Kieferfusse, reichen aber in ihrem Anschlusse an die Thalassiniden-Larven noch über die Anomuren hinaus, indem sie nicht nur eine grössere Uebereinstimmung mit den Kiemenanlagen jener zeigen, sondern, wie wenigstens die Larve von Dromia, auch am ersten Gehfusspaare einen als Schwimmfuss fungirenden Exopoditen tragen. In dem Mangel des dorsalen Zoëastachels, sowie in der Gestaltung des Abdomens mit seinen zweiästigen Pleopodenpaaren und Fächergliedmassen, stimmt das Metazoëastadium der Apteruren im Gegensatz zu den Krabbenlarven mit dem der Anomuren wie Thalassiniden überein.

Der Kiemenapparat der Apterurengattungen Homola und Dromia weist keine sehr bedeutenden Differenzen auf; bei der

[1]) Vergl. Fr. Müller: Ueber die Verwandlung der Porcellanen. Archiv für Naturgeschichte. Tom. XXVIII, 1862.

[2]) Boas: Studier l. c., pag. 203—205. Taf. VII, Fig. 209 u. 212.

ersten finden wir 14 Kiemen, darunter 3 Pleurobranchien, ferner 6 Epipoditen, bei Dromia sind ebenfalls 14 Kiemen vorhanden, von denen 4 an den Pleuren sitzen. Epipoditen haben sich hier nur an den vier vorderen Brustgliedmassen erhalten.

Für die bereits von Boas zutreffend unterschiedenen Kiemen von Homola (spinifrons) würde sich folgende Formel ergeben:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	1	0 = 2 + Ep
VIII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
IX S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
X S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XI S	Ep	1	1	1 = 3 + Ep
XII S	0	1	0	1 = 2
XIII S	0	0	0	0 = 0
	6 Ep + 1	+ 5	+ 5	+ 3 = 14 + 6 Ep.

Der Epipodit des ersten Maxillarfusses erscheint als ansehnliche Lamelle. Am Segment des zweiten Kieferfusses konnte ausser der Podobranchie auch noch eine kleine Arthrobranchie constatirt werden. Die Pleurobranchien gehören den Segmenten des zweiten, dritten und vierten Beinpaares an (Fig. 54).

Die Kiemenformel von Dromia würde dagegen folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
IX S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
X S	0	1 (klein)	1 (sehr klein)	1 = 3
XI S	0	1 (klein)	1 (sehr klein)	1 = 3
XII S	0	1 (klein)	0	1 = 2
XIII S	0	0	0	1 = 1
	4 Ep + 1	+ 5	+ 5	+ 4 = 14 + 4 Ep.

Bei Dromia (Fig. 55) erscheint der Epipodit des ersten Kieferfusses nach hinten stark verschmälert und geisselförmig ausgezogen. Die Arthrobranchien der Segmente X bis XII sind ihrem Umfang nach beträchtlich reducirt und die Kiemen c der Segmente X und XI beinahe rudimentär zu nennen. Zu den drei bei Homola

vorhandenen Pleurobranchien kommt noch eine vierte am letzten Brustsegment hinzu, so dass diese Kiemengruppe mit der entsprechenden vieler Anomuren (Galathea, Porcellana, Pagurus s. str.) übereinstimmt. Indessen auch für die beiden nach Zahl und Lage bei Homola und Dromia übereinstimmenden Kiemenreihen b und c besteht eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Anomuren. Die Kieme c des vorletzten Brustsegmentes fehlt auch bei Hippa und Remipes. Bezüglich der Epipoditen ist als Unterschied hervorzuheben, dass bislang bei keinem Anomuren der Epipodit des zweiten Kieferfusssegmentes nachgewiesen wurde. Indessen dürfte diesem Mangel kein so grosser Werth beizulegen sein, um die Anomuren als Uebergangsglieder zu den Apteruren auszuschliessen und zur Ableitung der letzten wiederum auf Axiusähnliche Thalassiniden zurückzugreifen. Man wird wohl berechtigt sein, von einer Galathea ähnlichen Form auszugehen, zumal einzelne Arten derselben, wie G. squamifera, im Gegensatze zu den übrigen Anomuren, so zahlreiche Epipoditen tragen.

Die den Apteruren (Dromiaceen) gegenüberstehenden Brachyuren im engern Sinne lassen sich als eine weiter specialisirte Formengruppe am einfachsten unmittelbar von den Apteruren aus ableiten und auch der Kiemenapparat steht mit dieser Zurückführung im vollen Einklang, indem die 5 bei Dromia bereits sehr reducirten Arthrobranchien ganz hinwegfallen. Gleichwohl erscheint die Frage nicht unberechtigt, ob nicht auch ohne Vermittlung der Dromiaceen die Anomuren zur Entwicklung, wenn nicht aller, so doch einiger Brachyurenfamilien geführt haben können. Zu dieser Erwägung führt zunächst die nahe gestaltliche Verwandtschaft der Raniniden mit Albunea, deren Formverwandtschaft keineswegs den Eindruck einer bloss äusserlichen, lediglich auf secundärer Anpassung beruhenden Aehnlichkeit macht. Dass Ranina und Verwandte, welche von M. Edwards zu den Apteruren gestellt wnrden, trotz dieser Aehnlichkeit nach De Haan's Vorgang in Anschluss an die Leucosiiden mit den Brachyuren s. str. zu vereinigen sind, dürfte kaum in Zukunft berechtigten Widerspruch finden, zumal auch der Kiemenapparat vollständig den Brachyurentypus trägt.

In der That liefert die Untersuchung einer Krabbenzoëa, welche mit grösster Wahrscheinlichkeit auf die Raninagruppe zu beziehen ist, Anhaltspunkte zu Gunsten einer directen, die Ver-

mittlung der Dromiaceen ausschliessenden Ableitung der Raniniden und vielleicht der Leucosiiden von den Anomuren. Es handelt sich um die von mir bereits früher beschriebene als Acanthocaris bezeichnete Larve (aus dem Meerhusen von Bengalen), welche ihrem gesammten Habitus nach als den Anomuren, beziehungsweise Apteruren, zugehörig beurtheilt wurde, jedoch weder auf Homola oder Dromia noch Lithodes bezogen werden kann. Der Panzer mit seinen in Seitenstacheln auslaufenden Seitengewölben wiederholt den Typus der Hippidenlarven, besitzt jedoch auch den Dorsalstachel der Krabbenzoëa in ungewöhnlicher Länge (Fig. 53). Auch das Abdomen zeigt die Charaktere jenes der Anomurenlarven und besitzt schon an jüngern, der Pleopoden entbehrenden Stadien, gesonderte Fächergliedmassen, die freilich des Innenastes entbehren und denselben auch im Metazoëastadium nicht entwickeln. Kiefer und Brustgliedmassen zeigen jedoch im Wesentlichen alle Eigenthümlichkeiten der Krabbenlarven. Die beiden Spaltfusspaare verhalten sich ebenso wie die nachfolgenden Gliedmassen, der dritte Kieferfuss und die späteren Gehfüsse, genau wie im Metazoëastadium der echten Brachyuren. Das vordere Spaltfusspaar (Fig. 21) mit fünfgliedrigem Endopodit und mächtigem Geisselast, zeichnet sich durch den Besitz eines Ladenfortsatzes und einer zweilappigen Epipodiallamelle aus. Am zweiten ebenso umfangreichen Spaltfusse (Fig. 22) bleibt der Endopodit kurz, dreigliedrig und entbehrt fast ganz der Borstenbewaffnung; während am Basalgliede der Kaufortsatz fehlt, sitzt an der Aussenseite desselben ein langer, mit Kiemenanlage versehener Epipodialschlauch und nahe der Insertion ein Kiemenschlauch, die Anlage der späteren Arthrobranchie, auf. Dass diese Kieme am Basalglied des Kieferfussstammes ziemlich fern von dessen Einlenkung entspringt, somit sich als hintere Podobranchie verhält, erscheint ein nicht zu unterschätzender Beleg für den primären Ursprung auch der proximal gelegenen Kiemen am Grundglied der Extremitäten und für die Bedeutung jener als Gliedmassenanhänge. Damit ist aber auch das Schwankende und Variable in der Umgrenzung der Gelenkhaut dargethan und die Wahrscheinlichkeit klargelegt, dass auch eine Arthrobranchie zu einer Pleurobranchie werden kann, wenn die Grenzen der Gelenkhaut distalwärts vorrücken und in gleichem Masse die proximale Partie derselben zur Pleurawand wird, als die distale auf das Coxalglied übergreift. Von

[1]) Claus: Crustaceensystem etc. l. c., pag. 60, 61, Taf. IX, Fig. 11—13.

den nachfolgenden knäuelartig zusammengedrängten und ventralwärts nach vorn umgeschlagenen Gliedmassen (Fig. 23) trägt die vordere, der spätere dritte Maxillarfuss (Mxf. III) einen rudimentären borstenlosen Exopoditen und zwei als vordere und hintere Arthrobranchien zu deutende Kiemen, dagegen fehlt der Epipodit. Die Kiemen der folgenden Gliedmassen vertheilen sich genau wie bei den Brachyuren, indem das Segment des Scheerenfusses zwei, die beiden nachfolgenden je einen langen Kiemenschlauch tragen. Nun aber kommt zu diesen bleibenden Kiemen an den Segmenten des zweiten, dritten und vierten Gehfusspaares noch je eine, wie man aus dem degenerirten Inhalte entnehmen kann, hinfällige Arthrobranchie (Br′) hinzu. Bei keiner anderen Krabbenlarve — und ich habe eine grosse Zahl verschiedener Brachyurenlarven auf das Vorkommen dieser Kiemen untersucht — war ich im Stande, die drei hinfälligen Kiemen wiederzufinden, von denen die beiden vorderen ohne Frage den Arthrobranchien 5 b und 6 b entsprechen, während die hinter dem vorletzten Segmente ansitzende Kieme eine Pleurobranchie zu sein scheint. Diese Deutung würde auch durch das Grössenverhältniss der Kiemen von Homola und Dromia unterstützt werden, da in beiden Fällen die Kiemen 5 c und 6 c die kleinsten sind, also zuerst in Wegfall gekommen wären.

Der Kiemenapparat der Brachyuren s. str. gestattet zwar in einzelnen Gruppen bemerkenswerthe Variationen, wiederholt jedoch bei der grösseren Mehrzahl der Gattungen die bekannten, bereits von M. Edwards für Cancer und Maja beschriebene Gestaltung, von der wir als der typischen auszugehen haben. In jeder Kiemenhöhle finden sich sieben, mit breiter Basis beginnende, langgestreckte Kiemenpyramiden, deren stark verjüngte Enden, medianwärts nach hinten gerichtet, convergiren. Dazu kommen zwei vordere transversal gestellte Kiemen von geringer Grösse, welche als Epipodialkiemen dem zweiten und dritten Kieferfusse angehören. Die letztere ist in der Regel am meisten reducirt und liegt quergestellt vor der hintern Arthrobranchie des betreffenden Segmentes. An sämmtlichen Kieferfüssen finden sich geisselförmige, am Seitenrand mit langen Haarborsten besetzte Epipodialplatten, welche in erster Linie die Circulation des Wassers im Kiemenraume zu reguliren haben.

Offenbar steht der relativ feste Verschluss oberhalb der mittleren Beinpaare, welcher die Kiemenhöhle der Brachyuren auszeichnet, mit anderen Worten: die Verlegung der Eingangs-

spalte zur Einfuhr des Wassers vor und oberhalb des scheerentragenden Beinpaares in die Gegend der hintern Ecken des Mundrahmens mit den Besonderheiten, welche die Epipoditen der drei Kieferfusspaare zeigen, in nothwendiger Wechselbeziehnng. Da der Wasserstrom in der Kiemenhöhle nicht wie bei den Makruren von hinten nach vorn gerichtet ist, sondern vorn hinter den Mundwerkzeugen an der vordern Grenze der Kiemen beginnt, so müssen Einrichtungen bestehen, welche denselben zunächst nach hinten und oben leiten. Diese Fnnction übernimmt der peitschenförmig verlängerte dritte Epipodit, dessen verbreitertes, am Vorderrande meist mit sehr dichtgestellten Haarborsten besetztes Basalstück sich vor und oberhalb der Coxa des Scheerenfusses erstreckt und dann winklig in die peitschenförmig verlängerte Geissel umbiegt, welche zwischen der hintern Arthrobranchie des dritten Kieferfusses und der vordern Kieme des scheerentragenden Gehfusses ihre Lage hat. Die Schwingnngen dieses Epipoditen haben offenbar die Bedeutung, das zwischen der Epipodialbasis und dem Coxalgliede des Beines einströmende Wasser in der Richtung der Geisselbewegnng nach der Spitze der Kiemenpyramiden, also dorsalwärts, in die hintere Partie der Kiemenhöhle zu leiten. Auch der Epipodit des ersten Maxillarfusses, an Umfang den eben beschriebenen des dritten Kieferfusses meist bedeutend überragend, ist nicht die zweilappige mehr oder minder dreiseitige Lamelle geblieben, wie sie sich so häufig bei den Makruren darstellt, vielmehr durch Verlängerung des Hinterlappens zu einer mächtigen flachen Geissel geworden (Fig. 57 u. 58, 1 Ep), deren Schwingungen an der Dorsalseite der Kiemen die Wasserströmnng im oberen Kiemenraume unterhält.

Am wenigsten umfangreich ist der ebenfalls geisselförmige zweite Epipodit, welcher sich an der medialen Kiemenwand längs der Arthrobranchie des zweiten Kieferfusssegmentes, beziehungsweise an der medialen Seite der vordern Arthrobranchie des nachfolgenden Kieferfusses hin erstreckt (Fig. 59, 2 Ep). Die Ausleitung des Wassers zu den Seiten der Kiefer aus der vordern, oft in einem Schalenausschnitt liegenden Oeffnung vermittelt bekanntlich die breite exopodiale Platte der zweiten Maxille, die hiermit indirect auch für den Eintritt des inspiratorischen Wasserstromes von bestimmender Bedeutung ist.

Die Kiemenformel der Brachyuren würde demnach folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	1 [1])	0 = 2 + Ep
VIII S	Ep + 1	1	1	0 = 3 + Ep
IX S	0	1	1	0 = 2 +
X S	0	0	0	1 = 1 +
XI S	0	0	0	1 = 1 +
XII S	0	0	0	0 = 0
XIII S	0	0	0	0 = 0
	3 Ep + 2	+ 2	+ 3	+ 2 = 9 + 3 Ep.

Dieselbe trifft ausser den Majaceen (Oxyrhynchen) auch für die meisten Cyclometopen, wie Cancer, Xantho, Pilumnus, Portunus, Eriphia, Thalamita, Carpilius etc., ferner für viele Catometopen, sowie für die Calappiden [2]) und Matutiden zu, die unrichtigerweise von M. Edwards in die an sich unhaltbare Gruppe der Oxystomata gestellt worden waren.

Die Modificationen, welche sich an dem Kiemenapparat bei andern Brachyurengattungen finden, beruhen theils auf dem Ausfall einzelner Kiemen, insbesondere an den Kieferfüssen, theils sind es tiefer greifende, ebenfalls mit Verlust von Kiemen verbundene Abänderungen, welche wohl im Zusammenhang mit der Anpassung an den Landaufenthalt und an die Luftathmung ihre Erklärung finden.

Zu den ersteren gehören die Reductionen der Kiemenzahl bei der Gattung Dorippe auf 8 und Ethusa auf 7 Kiemen. In jenem Falle fällt nur die Epipodialkieme am dritten Kieferfusse aus.

Bei Ethusa kommt ausser der Epipodialkieme des dritten Kieferfusses auch noch die Arthrobranchie am vorausgehenden Segmente in Wegfall und wir erhalten die Formel:

[1]) Ob diese Kieme zur Reihe b oder c gehört, ist nicht sicher zu bestimmen. Ich habe dieselbe auf die Reihe c bezogen, theils mit Rücksicht auf die Deutung der zweiten Maxillarfusskieme bei Penaeus und anderen Makruren, theils wegen der an den nachfolgenden Segmenten von vorn nach hinten durchgeführten Reduction der Kiemen.

[2]) Die Angaben De Haan's, nach welcher bei Calappa am zweiten Kieferfusse (4. Maxille) 3, am dritten (5. Maxille) 2 Kiemen vorhanden sein sollen, beruht auf einem Irrthum. In Wahrheit trifft das Umgekehrte zu.

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep	1	1	0 = 2 + Ep
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	0	0	1 = 1
XI S	0	0	0	1 = 1
XII S	0	0	0	0 = 0
XIII S	0	0	0	0 = 0
	3 Ep + 1	+ 2	+ 2	2 = 7 + 3 Ep.

Von den zahlreichen, dem Landaufenthalt angepassten und zur Luftathmung befähigten Brachyurengattungen bewahren die Grapsoiden entweder die volle Kiemenzahl (Grapsus) oder verlieren doch nur die Arthrobranchie des zweiten Kieferfusssegmentes (Cyclograpsus, Sesarma). Wie sich in dieser Hinsicht Gecarcinus (ruricola) verhält, habe ich leider bei dem Mangel der Untersuchungsobjecte nicht bestimmen können.

Dagegen wird bei den Sandkrabben, Ocypoda und Gelasimus, auch noch die letzte Pleurobranchie vermisst. Ferner erscheint hier die Epipodialkieme des dritten Kieferfusses ebenso wie die zu dieser Gliedmasse gehörige vordere Arthrobranchie überaus schmächtig, die erstere fast rudimentär.

Die Kiemenformel für Ocypoda (arcuata) würde demnach folgende sein:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	Ep + 1	0	0	0 = 1 + Ep
VIII S	Ep + 1 (Kieme sehr klein)	1 (klein)	1	0 = 3 + Ep
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	0	0	1 = 1
XI S	0	0	0	0 = 0
XII S	0	0	0	0 = 0
XIII S	0	0	0	0 = 0
	3 Ep + 2	+ 2	+ 2	+ 1 = 7 + 3 Ep.

Ausser der bekannten, von Fr. Müller näher beschriebenen Oeffnung, welche sich zwischen den Beinen des dritten und vierten Paares findet und zur Einfuhr von Luft in die Kiemenhöhle dienen soll, verdient noch eine zweite, bisher, so viel ich weiss,

unbekannt gebliebene Einrichtung in der vordern Region der Kiemenhöhle unsere Beachtung. Das Basalstück des dritten Epipoditen ist nämlich zu einem dicken, an der obern gewölbten Fläche mit kurzen Härchen dichtbesetzten Polster umgebildet. Die hintere Seite desselben erscheint glatt, etwas concav ausgebuchtet und setzt sich in die breite flache Geissel fort, welche die normale Lage zwischen der hinteren Arthrobranchie des Kieferfusses und der vordern des ersten Gehfusses einhält. Die untere ventrale Fläche des Polsters ist eben und gleitet bei der Bewegung über der ebenfalls flachen, scheibenförmigen Oberseite des Basalgliedes des Scheerenfusses hin (Fig. 62). Wie bei zahlreichen anderen Krabben ist der Vorderrand dieser Scheibe mit einem dichten Borstenkamm besetzt. Da die Geisseln der drei Kieferfüsse in Grösse und Gestaltung keine wesentlichen Abweichungen zeigen, so ist kaum zu bezweifeln, dass die Circulation des Wassers in der Kiemenhöhle normal verläuft. Dagegen muss das dichte Haarpolster am Eingang der Kiemenhöhle den raschen Abfluss des Wassers oberhalb des exopodialen Maxillaranhangs behindern und das aufgenommene Wasser in der Kiemenhöhle zurückhalten. Die Wirkung dieses mächtigen mit dichtstehenden Haaren bürstenförmig besetzten Polsters dürfte demnach eine ähnliche sein, wie die der mäandrinenähnlich verschlungenen Höhlungen in den oberen Schlundknochen der Labyrinthfische. Indem durch dieselbe aber auch die respiratorische Strömung des Wassers bedeutend herabgesetzt wird, erklärt es sich, dass das Thier nicht ohne Luftaufnahme in die Kiemenhöhle existiren kann, vielmehr ohne dieselbe bald in einen asphyktischen Zustand geräth und „im Wasser kaum einen Tag sich lebend erhalten“ [1]) kann.

De Haan hat zu den Ocypodiden (als Untergattungen von Ocypoda) auch die Gattungen Chasmagnathus, Cardisoma, Uca gestellt, welche von M. Edwards mit Gecarcinus in der Familie der Gecarciniden vereinigt wurden.

Was Cardisoma anbelangt, so verhält sich diese durch die ausserordentliche Höhe des aufgetriebenen Schalengewölbes ausgezeichnete Form nach Zahl und Gestaltung der Kiemen und Epipoditen im Wesentlichen normal, dagegen fällt am oberen Theile der Kiemenhöhle ein grosser Nebenraum auf, dessen Medialwand eine feine durch Faltung des zarten Integuments bedingte Streifung zeigt. Bei Uca, wo diese Nebenhöhle

[1]) Fr. Müller, Für Darwin l. c., pag. 22.

die mächtige Vorwölbung rechts und links am Vorderrande des Panzers erfüllt, fehlen die beiden Podobranchien. Dagegen ist die aus 5 Arthrobranchien und 2 Pleurobranchien bestehende Kiemenpyramide normal gestaltet. Die zum zweiten Kieferfusse gehörige Arthrobranchie bleibt jedoch winzig klein und liegt ziemlich versteckt, auch die beiden nachfolgenden Arthrobranchien des dritten Kieferfusses erscheinen verhältnissmässig klein.

Eine sehr tiefgreifende Reduction des Kiemenapparates findet sich in der Familie der Pinnotheriden. Bei der Gattung Pinnotheres besteht die Kiemenpyramide lediglich aus drei sehr grossen Kiemen, der hinteren Arthrobranchie des dritten Kieferfusses nnd den beiden Arthrobranchien des nachfolgenden scheerentragenden Beinpaares. Von Pleurobranchien und Podobranchien findet sich kein Ueberrest. Der erste und dritte Epipodit bewahren im Allgemeinen das normale Verhalten, jener erscheint kaum merklich verkürzt, dieser durch die relative Grösse des basalen Abschnittes ausgezeichnet. Von dem mittleren Epipoditen dagegen habe ich keine Reste nachweisen können.

Die Kiemenformel von Pinnotheres (pisum) ist folgende:

	a	b	c	c'
VI S	Ep	0	0	0 = Ep
VII S	0	0	0	0 =
VIII S	Ep	0	1	0 = 1 + Ep
IX S	0	1	1	0 = 2
X S	0	0	0	0 =
XI S	0	0	0	0 =
XII S	0	0	0	0 =
XIII S	0	0	0	0 =
	2 Ep	+ 1	+ 2	= 3 + 2 Ep

Die mit Pinnotheres verwandte Gattung Hymenosoma (orbiculare) besitzt auch noch die Pleurobranchie des zweiten Gehfusssegmentes, so dass die Kiemenpyramide jederseits aus vier Kiemen gebildet wird. Aehnlich verhält sich Myctiris, auch hier bleiben die nämlichen wenngleich kürzeren und nicht in Form einer Pyramide znsammengedrängten vier Kiemen zurück, als bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit fällt aber die paukenfellähnliche Gestalt des basalen Abschnittes des dritten Epipoditen auf.

Von den zu den Oxystomata gestellten Familien dürften die der Froschkrabben oder Raniniden nnd die in mancher

Hinsicht an diese anschliessenden Leucosiiden ein hervorragendes Interesse beanspruchen. In beiden Fällen erscheint die vordere Eingangsöffnung am dritten Maxillarfusspaar verschlossen, und das Wasser tritt durch eine weiter hinten gelegene Spalte der Kiemenhöhle ein.

Bei Ranina, wo das Wasser nach M. Edwards unter der Basis des Hinterleibes eintreten soll, wahrscheinlich aber, wie bei manchen Grapsoideen beim Heben der hintern Panzerregion durch die Randspalte des Panzers selbst eingeführt werden dürfte, ist der Kiemenapparat vollzählig. Sowohl die beiden relativ grossen Podobranchien als die sieben Kiemen der Pyramide erscheinen normal entwickelt. Dagegen fehlt der Epipodit des dritten Kieferfusses, ein treffender Beleg für die Richtigkeit der über die Function dieses Anhangs ausgesprochenen Ansicht. Die beiden andern Epipoditen, welche die Bewegung des in der Kiemenhöhle eingetretenen Wassers zu erhalten haben, sind in verkürzter und verbreiterter Form erhalten. (Vergl. Acanthocaris.)

Bei den Leucosiiden reducirt sich der Kiemenapparat durch Wegfall der Podobranchie und Arthrobranchie des zweiten Kieferfusssegmentes, so wenigstens bei Ilia nucleus, deren Eingangs-Oeffnung in die Kiemenhöhle zwischen dem ersten und zweiten Beinpaare liegt. Nach hinten ist hier die Kiemenhöhle mit Hülfe eines Randwulstes, der sich oberhalb der Beininsertionen hinzieht, fest geschlossen. Von den drei Epipoditen hat sich nur der des ersten Kieferfusses normal erhalten, der zweite ist ebenso wie der dritte ganz rudimentär geworden, die Function des letztern eben mit der Rückwärtsverlegung der Eingangsöffnung aufgehoben worden.

Die Kiemenformel von Ilia (nucleus) ist demnach folgende:

	a	b	c	c'	
VI S	Ep	0	0	0 =	Ep
VII S	Epr	0	0	0 =	Epr
VIII S	Epr	1	1	0 = 2 +	Epr
IX S	0	1	1	0 = 2	
X S	0	0	0	1 = 1	
XI S	0	0	0	1 = 1	
XII S	0	0	0	0 = 0	
XIII S	0	0	0	0 = 0	
	Ep + 2 Epr	+ 2	+ 2	+ 2 = 6 +	Ep + 2 Epr

Ueber das Verhältniss von Nebalia zu den Malakostraken.

Bekanntlich war es Milne Edward's[1]), durch dessen Autorität die Stellung der Gattung Nebalia, als nächste Verwandte von Apus, zu den Phyllopoden zur Geltung gelangte, der Ansicht der Autoren gegenüber, welche dieselbe Form als Malakostraken betrachtet hatten. Obwohl Kröyer[2]) einige Jahre später eine viel gründlichere Darstellung über Nebalia veröffentlichte, gelang es doch erst E. Metschnikoff[3]) durch den Nachweis einer Chitinbewaffnung des Kaumagens, wie sie bei keinem wahren Phyllopoden zu finden ist, die Zugehörigkeit der Nebalia zu den Phyllopoden in Frage zu stellen. An Metschnikoff's Beobachtungen anschliessend, habe ich es versucht, auf Grund einer eingehenden Vergleichung des gesammten Baues[4]), der äusseren Körperanhänge und der bis dahin nicht näher gekannten inneren Organisation[5]) den Nachweis zu liefern, dass Nebalia den Malakostraken sehr nahe steht. Ich glaube schon in der erstern, vornehmlich die äussere Gestaltung des Körpers und seine Gliedmassen berücksichtigenden Arbeit die Thatsache über allen Zweifel festgestellt zu haben, dass Nebalia kein Phyllopod ist. Im Grunde bleiben lediglich die schalenförmige Hautduplicatur und die Aehnlichkeit der Brustbeine mit Phyllopodenfüssen, sowie das Schwanzende als Phyllopoden-Charaktere zurück, denen jedoch umsoweniger eine tiefere Bedeutung beigelegt werden konnte, als die Gestaltung der Schalenduplicatur überhaupt nicht auf die Phyllopoden beschränkt war, sich vielmehr auch von den Stammformen der Malakostraken aus in einzelnen Fällen (Euphausia)[6]) bei den letzteren erhalten hat, die Beinform aber, wie ich zeigen konnte, zwischen Phyllopoden- und Schizopodenbein die Mitte hält.

---

[1]) M. Edwards: Mémoire sur quelques Crustacés nouveaux. Ann. sc. nat., 1. Sér., Tom. XIII, 1827; 2. Sér., Tom. III, 1835.

[2]) H. Kröyer: Nebalia bipes. Fahr., Naturhist. Tidskrift, N. R., Tom. II, 1849

[3]) E. Metschnikoff: Sitzungsberichte der Naturforscherversammlung zu Hannover, 1865, p. 218.

[4]) C. Claus: Ueber den Bau und die systematische Stellung von Nebalia Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Tom. XXII, Taf. XXV, 1872.

[5]) Derselbe: Crustaceensystem, l. c. 1876, p. 24—31, Taf. XV.

[6]) C. Claus: Crustaceensystem, p. 9, Taf. 1. An der Schalenumhüllung der Euphausialarve kehrt sogar jederseits die vordere, für so zahlreiche Ostracoden charakteristische Einbuchtung wieder, und weist mit vielem anderen darauf hin, „dass wir den Malakostrakenpanzer und die Schalenbildungen der Entomostraken von dem gleichen Ausgangspunkte abzuleiten haben".

Beide Antennenpaare verhalten sich wie die entsprechenden Gliedmassen von Cumaceen, beziehungsweise Amphipoden; noch auffallender erweisen sich Mandibeln und Maxillen als Malakostrakenkiefer, jene durch den Besitz des dreigliedrigen Palpus, welcher bei keinem Phyllopoden vorkommt, diese durch die fussähnliche Gestaltung und Tasterbildung, wie sie in ähnlicher Weise in verschiedenen Malakostrakentypen, dagegen in keinem einzigen Falle bei den durch ganz rudimentäre Maxillen charakterisirten Phyllopoden auftreten. Bezüglich der lamellösen Brustgliedmassen bemerkte ich schon damals, „dass ihre vermeintliche Uebereinstimmung mit den Phyllopodenfüssen zu der irrthümlichen Ansicht von der Phyllopodennatur der Nebalia Anlass gegeben habe", während sie sich thatsächlich den Spaltfüssen der Podophthalmen in dem Masse annähern, „dass wir sämmtliche Theile und Abschnitte dieser am Nebaliafusse vertreten finden". Am Phyllopodenfusse ist die durch Lappenfortsätze vorbereitete Gliederung mannigfachen Variationen ausgesetzt und der Zahl nach in keinem Falle der Art fixirt, dass wir dieselbe zur Ableitung sämmtlicher Glieder des Schizopodenbeines verwenden können.

Am Nebaliabeine unterscheiden wir dagegen als wohlabgesetzte Abschnitte den zweigliedrigen Schaft mit der Branchiallamelle oder Epipodialplatte, „welche morphologisch dem scheibenförmigen Anhange der fünf Greiffüsse der Stomatopoden, sowie dem Kiemenanhang der Amphipoden, Schizopoden und Decapoden entspricht", und der lamellösen Platte am zweiten Gliede, welche wir „als den äusseren Nebenast oder Schwimmfussast der Schizopodenfüsse wiederkennen", sowie „den fünfgliedrigen Hauptast" [1]) als die in der Verlängerung des Stammes gelegene Stammreihe der Glieder, die nach der üblichen Bezeichnung dem Endopoditen entspricht.

In der inneren Organisation entfernt sich Nebalia noch weiter

[1]) Auf diese klare, jede Missdeutung ausschliessende Zurückführung sucht Boas den Schein einer nicht stichhaltigen Begründung zu werfen, indem er meint, auch jeder Phyllopodenfuss hätte in gleicher Weise zur Ableitung benützt werden können, zumal der einzige, an den Rumpffüssen der Nebalia ausgesprochene Malakostraken-Charakter, die Siebengliedrigkeit des Endopodites, die allerdings bei keinem Phyllopodenfusse mit derselben Deutlichkeit hervortrete, von mir nicht besonders hervorgehoben sei. Der Leser wird jedoch sofort erkennen, dass in meiner Darstellung gerade auf diese sieben Glieder, die zwei Glieder des Basalabschnittes und die fünf Glieder des Hauptastes das Hauptgewicht gelegt wurde, und dass sich der von Boas benützte Sophismus auf die Bezeichnung „Endopodit" stützt, deren ich mich nicht bedient habe und die ich auch jetzt in einem anderen Sinne als gleichwerthig mit dem fünfgliedrigen inneren oder Hauptaste anwende.

von den Phyllopoden und schliesst sich den Malakostraken und unter diesen ganz besonders den Mysideen an. Sowohl die Bauchganglienkette, welche anstatt der strickleiterförmigen, für die Phyllopoden charakteristischen Gestaltung eine stark zusammengedrängte Anordnung der Ganglien zeigt, als die Chitinbewaffnung des Muskelmagens, die langgestreckten Leberschläuche (ein vorderes und zwei nach hinten gerichtete Paare) entsprechen durchaus den homologen Organen der Mysideen, während zwei schlauchförmige Drüsen des hinteren Darmabschnittes an ähnliche Anhänge von Amphipoden (Orchestia) und Brachyuren erinnern. Dazu kommt das Verhalten der Antennendrüse, die bekanntlich bei den Phyllopoden frühzeitig rückgebildet wird, hier aber in gleicher Weise wie bei den Amphipoden, Mysideen und Decapoden persistirt, das Mysideen ähnliche, wenngleich eigenthümlich modificirte Rückengefäss und die mit den Malakostraken übereinstimmende Lage der männlichen Geschlechtsöffnung am Coxalglied des achten Beinpaares. Und diesem Nachweise gegenüber, wie er bereits in meinen Untersuchungen über das Crustaceensystem eingehend geführt wurde, tritt neuerdings wiederum Boas, ohne selbst Untersuchungen über Nebalia angestellt zu haben, mit der Behauptung auf, dass es ziemlich willkürlich erscheine, ob man dieselbe unter die Malakostraken oder unter die Phyllopoden einrangire und dass es ihm am meisten angemessen erscheine, dieselbe den Phyllopoden einzuverleiben, da sie unter den Malakostraken, welche sonst ein im hohen Grade abgerundetes Ganzes darstellen, etwas fremdartig erscheinen würde. Allerdings hat Boas, um diese Behauptung zu rechtfertigen, es verstanden, alle die hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Organisation einfach zu ignoriren und unter ausschliesslicher Berücksichtigung von Schalenform und Fussgestaltung das Fremdartige in dem Verhalten des Abdomens und seiner Endigungsweise in den Vordergrund zu stellen. Anstatt auch jene seinen Lesern vorzuführen, beziehungsweise ihren Werth als Malakostraken-Charaktere zu widerlegen, begnügt er sich bei einer ganz flüchtigen Kenntniss des Nebaliabaues damit, in einer Anmerkung darauf hinzuweisen, Nebalia sei von mir „etwas einseitig als Malakostrak in Anspruch genommen“, und seien die von mir für diese Ansicht vorgebrachten Gründe[1]) nicht immer stichhaltig“. So unbestreitbar nun

[1]) Als solcher wird denn der Besitz gestielter Augen angeführt. Als wenn ich auf diesen Charakter, welchen ich in der ersten Arbeit ganz beiläufig mit Rücksicht auf das Vorwiegen der Podophthalmen unter den Malakostraken erwähnte, in Wahrheit einen grössern Werth hätte legen können, der ich ja selbst die überein-

aber durch meine frühere Darlegung die Zugehörigkeit der Nebalia zu den Phyllopoden widerlegt worden war, so hatte ich es andererseits mit Rücksicht auf die dem Malakostrakentypus nicht streng einfügbaren Besonderheiten des Nebalialeibes, auf die grössere Zahl von Hinterleibssegmenten und die Gestalt des Schwanzendes, wohl vermieden, Nebalia schlechthin als Malakostraken in Anspruch zu nehmen, vielmehr wurde dieselbe im Anschluss an die alten paläozoischen, freilich wenig bekannten Crustaceen, wie Ceratiocaris, Dictyocaris, Dithyrocaris, Peltocaris, Hymenocaris, welche bisher auch wegen der irrthümlichen Deutung der Nebalia als Phyllopoden betrachtet waren, „als ein in die Jetztwelt hineinreichendes Verbindungsglied“ mit den Malakostraken betrachtet und der Vorstellung Ausdruck gegeben, „dass in der alten, vielleicht antipaläozoischen Gruppe von Crustaceen, aus welchen sowohl die echten Malakostraken als Nebalia hervorgegangen sind, die Zahl der Hinterleibssegmente eine schwankende noch nicht fixirte“ war. Dieser Auffassung entsprechend hatte ich die Charaktere dieser Stammformen oder Urmalakostraken bestimmter zu präcisiren versucht (Crustaceensystem, p. 23, 24) und über Nebalia mich in folgender Weise ausgesprochen: „Wenn ich schon bei einer früheren Gelegenheit, von einem anderen Ideengange geleitet, zu der Ueberzeugung gelangte, dass Nebalia neben den leider so unzureichend bekannten paläozoischen Formen, wie Hymenocaris, Peltocaris etc. für das Verständniss des Malakostrakenstammes überaus bedeutungsvoll sei und einem Gliede aus einer sehr alten Crustaceengruppe entspreche, welches allein den grossen Kampf siegreich bestanden und in die Jetztwelt hinein sich gerettet hat, so werde ich nunmehr von einem ganz anderen Gesichtspunkte aus, indem ich mir die Anforderungen vergegenwärtige, welche wohl an die muthmassliche Stammgruppe der Malakostraken zu stellen sein dürften, in dieser Auffassung bestärkt.

stimmende Entstehnngweise der Augenstiele von Branchipns und der Zoëa als sich abgliedernde Seitenstücke des Kopfes beschrieben und die Ansicht vertreten habe, dass die Sitzaugen der Edriophthalmen auf unterbliebene Abgliederung der mehr oder minder stielartig erhobenen Seitenangen zurückzuführen seien. Vergl. C. Claus: Crustaceensystem, p. 74: „Wenn ich oben wahrscheinlich zu machen suchte, dass die beweglichen Stielaugen der Podophthalmen genau dieselben Gebilde sind, welche wir in den beweglichen Augen von Nebalia und Branchipus beobachten, so folgt, dass der Ursprung der ersteren auch phylogenetisch in die Urphyllopodenreihe zurückreicht und bereits die Stammform der Malakostraken ein bewegliches Augenpaar, etwa wie Neballa, trug.“

Eine Reihe von Eigenschaften, die wir für diese Stammgruppe voraussetzen, finden wir ziemlich vollständig an Nebalia wieder, in anderen Charakteren freilich ergeben sich merkliche Differenzen, die indessen vielleicht nicht höher als die Unterschiede verschiedener Unterordnungen und Familien anzuschlagen sein dürften." Nebalia wurde somit als ein dem Malakostrakenstamme nahestehender Typus in Anspruch genommen, als Repräsentant einer Gruppe, für die ich später die Bezeichnung „Leptostraken" in Anwendung brachte. Unabhängig von mir hat auch Packard[1]) die übrigens schon von Salter angedeuteten Beziehungen von Nebalia zu den alten paläozoischen Crustaceenresten erkannt und dann, auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen über Bau und Organisation jener Gattung gestützt, diese von den Phyllopoden durchaus verschiedene Crustaceen-Abtheilung unter der Bezeichnung „Phyllocariden" [2]) in zutreffender Weise charakterisirt. Wie es nach allen diesen Arbeiten der dänische Autor fertig brachte, die antiquirte Auffassung von der Phyllopodennatur der Nebalia wieder aufzunehmen und unter Ignorirung aller wesentlichen Ergebnisse neuerer Forschung sowie unter Entstellung des thatsächlichen Sachverhaltes, seinen flüchtigen Bemerkungen den Schein der wissenschaftlichen Neuheit zu geben, das mag er vor seinen Lesern verantworten, die er in einer deutschen Zeitschrift vom Werthe der morphologischen Jahrbücher mit solchen Studien zu belehren versuchte.

Natürlich erscheint es nach Massgabe des zur Zeit vorliegenden empirischen Materiales unmöglich, die Stellung scharf zu bestimmen, welche den Leptostraken neben den jetzt lebenden Malakostraken anzuweisen ist, theils wegen der unvollständigen Kenntniss der fossilen Ceratiocariden, deren Vertreter selbst wieder nach verschiedenen Richtungen auseinanderweichen und in ihren Beziehungen zu Nebalia nicht ausreichend zu erforschen sind, theils mit Rücksicht auf die Werthschätzung der Besonderheiten, welche die hintere Körperregion der Leptostraken mit ihrer grösseren Segmentzahl und mit ihrem eigenthümlichem Schwanzende auszeichnen.

Hält man die Sechszahl der Abdominalsegmente mit ihren sechs Gliedmassenpaaren und der analen Telsonplatte für den

[1]) A. S. Packard: The Nebaliad Crustacea as types of a new order Phyllocarida. American Naturalist, XIV, 1879; Ann. Mag. Nat. Hist., London 1880.

[2]) A. S. Packard: The order Phyllocarida and its Systematic Position. A Monograph of north American Phyllopod Crustacea. Washington 1883, p. 432—452.

Malakostrakenbegriff für entscheidend, so wird man die Leptostraken trotz ihrer sonst so ausserordentlich grossen Uebereinstimmung mit lebenden Malakostraken ausschliessen müssen. Beurtheilt man den Werth jener Merkmale als minder schwerwiegend, so liegt kein Grund vor, dem etwas erweiterten Malakostrakenbegriff unsere Crustaceengruppe einzufügen. Und in der That erscheint mir die letztere Auffassung als die naturgemässe. Schon die mannigfachen Modificationen und Vereinfachungen, welche der Hinterleib in verschiedenen Malakostrakengruppen erfährt, weisen darauf hin, dass diese Körperregion bedeutenden Abänderungen unterworfen war, deren obere Grenze auf Grund des erfahrungsmässig gewonnenen Materiales zwar in der bekannten Umgrenzung festgestellt wird, jedoch mit dieser nicht als absolut sicher bestimmt sein dürfte.

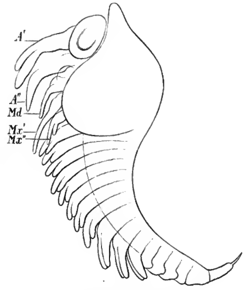
Der relative Werth dieser Grenzbestimmung dürfte nicht nur durch den Vergleich mit ähnlichen Abänderungen, welchen die hintere Rumpfregion in anderen Thierkreisen ausgesetzt ist (Archaeopteryx, Vögel, Säugethiere), wahrscheinlich gemacht, sondern durch einige bisher nicht näher gewürdigte Eigenthümlichkeiten, welche am Abdomen lebender Malakostraken auftreten, in's rechte Licht gestellt werden. Als solche bislang unverstandene Abnormitäten führe ich die beiden beweglichen Seitenstacheln am Telson der Euphausiden und die Sonderung des sechsten Abdominalsegments von Gnathophausia in zwei Segmente an. Die ersteren [1]) sind offenbar ganz dieselben Bildungen, wie die zwei grossen Stacheln, welche am unpaaren Schwanzstachel der fossilen Gattungen Ceratiocaris und Dithyrocaris vorkommen und in vermehrter Zahl am Leibesende der noch älteren Gattungen Hymenocaris und Peltocaris wiederkehren. Möglicherweise haben die beweglich eingefügten stachelförmigen Anhänge die Bedeutung vereinfachter Gliedmassen, deren Zahl in der hintern Leibesregion eine grössere war. Damit würde sehr wohl die von mir bereits früher ausgesprochene Zurückführung des Telsons auf ein indifferentes, aus mehreren Segmenten zusammengezogenes, beziehungsweise in diese nicht weiter abgegliedertes Terminalstück des Rumpfes im Einklang stehen. Und nun die Abgliederung des sechsten Abdominalsegmentes bei Gnathophausia, würde sie nicht mit Rücksicht auf das Hinterleibsende von Nebalia den Schluss gestatten, dass die beiden hinteren Segmente, von denen das letzte die Fächeranhänge trägt, als

[1]) Vergl. C. Claus: Schizopodenlarven l. c. pag. 449 und 451, Fig. 43.

Glieder eines dem Telson entsprechenden Stückes zusammengehören, welche nicht mehr die Bedeutung wahrer Segmente haben? Bei Gnathophausia scheint der Theilung des sechsten Abdominalsegmentes keineswegs die Verdoppelung der Ganglien parallel zu gehen, und es dürften auch hier nur sechs Abdominalganglien vorhanden sein. In gleicher Weise ist auch bei Nebalia die Zahl der Hinterleibsganglien keine grössere als bei den lebenden Malakostraken. Ebensowenig aber wie das Telson besitzen die beiden letzten Schwanz-Segmente der Nebalia gesonderte Ganglien und sind auch deshalb nur als Ringe eines jenem Hinterleibsstücke entsprechenden Abschnittes aufzufassen.

Die Entwicklung von Nebalia, über welche wir durch die Beobachtungen Metschnikoff's einige Kenntniss erhalten haben, verläuft bekanntlich innerhalb der Eihüllen und liefert keine bemerkenswerthen Anhaltspunkte zur Beurtheilung der systematischen Stellung. Von Interesse ist der Nachweis eines Naupliusstadiums, welches jedoch keinen weiteren Rückschluss als den auf die Crustaceennatur überhaupt gestattet. Allerdings glaubte Metschnikoff in der stark abgekürzten embryonalen Entwicklung, welche an die der Mysideen erinnert, ein Zoëastadium gefunden zu haben. Existirte ein solches, so würde damit für die Malakostrakennatur der Nebalia ein so gewichtiges Zeugniss aufgebracht sein, dass die vorausgeschickten Betrachtungen hätten entfallen können. Indessen habe ich früher dargethan, dass jenes Stadium keineswegs als Zoëa aufgefasst werden kann, da die Zahl der Gliedmassenpaare, die überdies bei den verschiedenen Zoëen eine wechselnde ist, an sich ohne eine Reihe weiterer Charaktere nichts beweist und mit gleichem Rechte auch die dem jüngsten Cyclopsstadium entsprechenden Embryonen parasitischer Copepoden als Zoëaformen gedeutet werden könnten. In Wahrheit entspricht daher Nebalia, um mich Balfour's Bezeichnungsweise zu bedienen, einer praezoëalen Form, und gleiches dürfte für die palaeozoischen Gattungen Geltung haben. Von den späteren Embryonalstadien verdient unsere besondere Beachtung das letzte, dem Ausschlüpfen vorausgehende, in welchem der bereits vollzählig segmentirte und mit allen Gliedmassen versehene Leib eine noch auffallend kurze Schildanlage besitzt. Von den Gliedmassen des Abdomens sind die drei vorderen zweiästig, die drei hinteren noch einfache Stummel, so dass wir an den Gegensatz der drei vorderen und der drei hinteren Pleopodenpaare

der Amphipoden erinnert werden. Das vierte Pleopodenpaar wird erst später nach dem Ausschlüpfen der Jugendform zweiästig, während die beiden hinteren Paare einfach bleiben. Die Integumentduplicatur, welche noch bis zum zweiten Brustsegment reicht, besitzt etwa einen Umfang, wie wir ihn uns in der phylogenetischen Entwicklung bei denjenigen Malakostraken vorstellen müssen, welche sich von der Thoracostrakenreihe abzweigend, den Stamm



Eben ausgeschlüpfte Nebalia-Larve.
A' Erste Antenne. A'' Zweite Antenne. Md Mandibel. Mx' Erste Maxille. Mx'' Zweite Maxille.

der Arthrostraken begründeten. Eine Verschmelzung der Schildduplicatur mit den betreffenden Segmenten bei eventuell unterbliebener Abgliederung des Augenabschnittes würde zur Begrenzung einer Region führen, welche dem sogenannten Kopfe der Arthrostraken gleichwerthig wäre.

Digitized by Google

Die Bedeutung der Zoëa und des Nauplius.

Bekanntlich hat Fr. Müller in seiner interessanten Schrift „Für Darwin" den Versuch gemacht, die in allen Entomostrakenordnungen auftretende und auch bei Malakostraken wiederkehrende Naupliuslarve als Ausgangspunkt des Crustaceenstammes zu verwerthen und als ontogenetisch erhaltenes Abbild des Urahnen aller Crustaceen nachzuweisen. Diese durch eine überaus geschickte, geistreiche Darstellung unterstützte Auffassung fand unter den Zoologen ziemlich ungetheilte Aufnahme, auf welche wohl die begeisterte Anerkennung seitens E. Haeckel's nicht ohne Einfluss gewesen sein dürfte. Man hielt seitdem den Nauplius für den allen Krebsen gemeinsamen Stammtypus und stellte sich vor, dass eine ähnliche Form ursprünglich als selbständige Gattung existirt und durch divergente Entwicklung im Laufe grosser Zeiträume zur Entstehung der verschiedenen Crustaceengruppen geführt habe. Eine ähnliche Vorstellung knüpfte man an die vielen Malakostraken eigenthümliche Zoëalarve, auf welche E. Haeckel eine hypothetische Stammgattung der Zoëapoden zur Ableitung der Malakostraken gründete, während A. Dohrn [1]) die Zoëa-Larve sogar als Zwischenglied in der Stammesentwicklung der Phyllopoden in Anspruch nahm, von denen es ihm unzweifelhaft schien, dass sie die Decapoden, Stomatopoden, Edriophthalmen so gut wie die Cladoceren, Ostracoden, Copepoden und Cirripedien hervorgebildet haben. Ich selbst habe später für die Zoëa [2]), wie ich glaube, mit überzeugenden Gründen den Irrthum dieser Auffassung aufgedeckt und zu beweisen versucht, dass der so überaus polymorphen Zoëa keine phyletische Bedeutung beizulegen ist, dass dieselbe vielmehr eine secundär entstandene Larvenform repräsentirt, in deren Organismus später erworbene Charaktere zurückverlegt und der Zeit ihres Auftretens nach in mehrfachen Variationen verschoben wurden. Auch die der Zoëa vorausgehende, in einzelnen Fällen (Euphausia, Penaeus, Sergestes) in freier Larvenform auftretende, meist jedoch, wie das Naupliusstadium, in das Embryonalleben zurückgedrängte Protozoëa — mit kurz segmentirtem Thorax, aber noch ungegliedertem Abdomen — konnte nicht als phyletische Ahnenform, beziehungsweise Repräsentant einer Stammgruppe anerkannt werden, sondern wurde in gleicher Weise auf einen noch weiter zurückreichenden, minder variirenden

[1]) A. Dohrn: Geschichte des Krebsstammes. Jen. Zeitschrift, Tom. VI, pag. 49.

[2]) C. Claus: Crustaceensystem, l. c. pag. 7—16, 33 etc.

Larventypus zurückgeführt. Die mannigfachen Abänderungen, nach denen in Körperform und Gliedmassenzahl die Zoëen der Krabben, Garneelen, Euphausiden und Stomatopoden auseinander weichen, konnten erst nach Abzweigung der verschiedenen Malakostrakengruppen vom Hauptaste secundär entstanden sein. Gegen diese Deutung der Zoëa als rein cänogenetische Larvenform hat Balfour den Einwand erhoben, dass mit Hilfe derselben die merkwürdige Erscheinung des Verlustes und späteren Wiederersatzes von Anhängen (Mandibulartaster, Brustbeine von Squilla und Sergestes) keine Erklärung fände, und daher die Annahme substituirt, dass eine secundäre spätere Ahnenform mit reducirtem Thorax und theilweise oder ganz geschwundenen Gliedmassen desselben existirt habe. Indessen wurde bereits durch Paul Mayer [1]) die Wahrscheinlichkeit der Balfour'schen Annahme besonders durch den Hinweis auf die Penaeuslarve zurückgewiesen, neben welcher in gleicher Weise auch die Euphausiden-Metamorphose herangezogen werden kann. Immerhin mag im phylogenetischen Verlauf der Malakostrakenentwicklung eine Verkürzung der Brustringe im Vergleiche zu den Segmenten des Hinterleibes stattgefunden haben, wie sie bereits so auffallend am Nebalialeibe bemerkbar ist.

Uebrigens glaube ich die Richtigkeit meiner Auffassung durch die Untersuchung der Organisation des Zoëaleibes neuerdings [2]) erhärtet zu haben, insbesondere durch den Nachweis der Ganglien in der scheinbar fehlenden, in Wahrheit nur verkürzten Brustregion, sowie der complicirten, mit dem ausgebildeten Zustand im Wesentlichen übereinstimmenden Gestaltung des Herzens und Gefässsystems, welche kaum anders als durch ontogenetisch frühzeitiges Auftreten phylogenetisch spät erworbener Charaktere zu erklären sein dürfte. Nunmehr erscheint auch der Gegensatz der verschiedenen Zoëaformen der Schizopoden und Decapoden zur sogenannten Zoëa der Stomatopoden viel schärfer, so dass man letztere mit jenen kaum mehr unter der gleichen Bezeichnung zusammenzufassen, sondern als wesentlich differente Larvenform vielleicht unter der von Paul Mayer vorgeschlagenen Bezeichnung Pseudozoëa trennen dürfte.

Schon meine früheren, durch neuere Untersuchungen durch-

[1]) Paul Mayer: Carcinologische Mittheilungen. IX. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel Tom. II, 1880, pag. 217.

[2]) C. Claus: Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arbeiten aus dem zoologischen Institute etc. Wien, Tom. V, 1884.

aus bestätigten Ansichten über die Bedeutung der Zoëa und der Protozoëa hätten auch den phyletischen Werth des Nauplius in Zweifel stellen oder wenigstens zu einer näheren Prüfung der Nauplius-Frage Anlass geben müssen, zumal im Hinblick auf den offenbaren Widerspruch, welcher zwischen der durch die Organisation und Entwicklungsweise gestützten Ableitung der Protostraken von Anneliden und der Annahme der Naupliaden als Stammgruppe jener besteht. Wenn ich es damals versäumte, diese Frage überhaupt aufzuwerfen, so vermag ich diese Unterlassung [1]) lediglich durch den Einfluss zu erklären und zu entschuldigen, welchen Müller's so geistreich vorgetragene Lehre, verstärkt durch die überschwängliche Lohpreisung in Haeckel's Schriften, auszuüben vermochte. Dagegen hat Hatschek [2]), welcher unbefangenen Blickes die Consequenzen aus seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien über Anneliden auf die Arthropoden zog, zuerst auf den Widerspruch hingewiesen und die Bedeutung des Nauplius als Stammform der Crustaceen mit Recht in Zweifel gezogen.

Sind die genetischen Beziehungen zwischen Anneliden und Arthropoden mit Rücksicht auf die Metamerie des Leibes, auf die gleichen Vorgänge der Sonderung von Metameren am hinteren Körperabschnitte des wachsenden Thieres, die allgemeine Uebereinstimmung auch im inneren Bau, insbesondere des Gehirns und der Ganglienkette, der Segmentalorgane (Peripatus), Schalendrüse, Antennendrüse, der Gliedmassen und Parapodien unabweisbar, so folgt, dass wir uns als Stammform der Protostraken einen vielgliedrigen annelidenähnlichen Organismus mit beginnenden Arthropodencharakteren vornehmlich in der Extremitätengestaltung vorzustellen haben. Der gedrungene Naupliuskörper würde alsdann eine veränderte Larvenform des Annelidenstammes mit übertragenen Arthropodencharakteren wiederholen. Ich selbst [3]) habe

[1]) Interessant ist in dieser Hinsicht die Wendung, welche die Naupliusfrage in Balfour's vergleichender Embryologie, Capitel „Phylogenie der Crustaceen", erfahren hat. Balfour hält zwar die Bedeutung des Nauplius als Stammform der Crustaceen anfrecht, legt jedoch dem reconstruirten Naupliusvorfahren einen segmentirten Hinterkörper mit einfachen zweiästigen Anhängen, hierauf ein Brustschild und Herz bei und gibt demselben somit eine protophyllopodenähnliche Gestaltung.

[2]) B. Hatschek: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden, pag. 111 und 112. Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien, etc. Tom. I, 1878. Auch Hatschek hat freilich irrthümlich Phyllopoden und Urphyllopoden nicht auseinandergehalten.

[3]) C. Claus: Grundzüge der Zoologie. 4. Auflage, 1880, pag. 518.

auch nicht gezögert, die Parallele zwischen Nauplius und einer durch das Auftreten eines Rumpfsegmentes bereits über das Trochophorastadium hinaus vorgeschrittenen Annelidenlarve zu ziehen, und auch A. Dohrn [1]) ist der gleichen Auffassung und hat die Naupliustheorie gänzlich aufgegeben.

Mit Recht hat Hatschek hervorgehoben, dass wir — bei der auf die Organisation und Entwicklung gestützten Ableitung der Arthropoden von Anneliden — unter jenen entsprechende, wenn auch modificirte Entwicklungsstadien von Anneliden zu erwarten haben und demnach die Larven der Arthropoden auf Annelidenlarven zurückführen müssen. Wollen wir in diesem Sinne den Nauplius auf ein Stadium der Annelidenentwicklung beziehen, so haben wir als solches nicht die Trochophora, sondern ein späteres aus derselben hervorgegangenes Stadium in's Auge zu fassen, in welchem am Rumpfe bereits Metameren gesondert waren. Denn wenn auch die Naupliusform äusserlich ungegliedert ist, so besitzt doch schon der Körpertheil, an welchem die zweiästigen Extremitäten entspringen, den Werth von Metameren, denen noch ein indifferenter Rumpftheil folgt, aus welchem sich mit der fortschreitenden Entwicklung neue Metameren abgliedern. Nur in diesem Sinne und aus diesem Grunde konnte ich Hatschek nicht beistimmen, wenn er den Nauplius als eine noch ungegliederte Form betrachtete und daher unmittelbar auf die Trochophora zurückzuführen suchte. In den beiden zweiästigen Gliedmassen aber erkennen wir gleichartige segmentale Gebilde, und während die vordere zur Sinnesantenne werdende Extremität auf den als Fühler sprossenden Anhang der Annelidenlarve zu beziehen ist, dürften jene als modificirte Parapodien ableitbar sein. Nun treten aber am Kopftheil der Annelidenlarve und der gewöhnlich als Mundsegment bezeichneten Region derselben, so viel mir bekannt, niemals Parapodien auf, es fragt sich demnach, ob wir die entsprechende Region des Nauplius auf jene unmittelbar beziehen dürfen, wie ich es früher that, und ob wir sie nicht richtiger, da die entsprechende Region der Trochophora trotz des Vorhandenseins einer Kopfniere nicht als erstes Metamer betrachtet werden kann, als das erste emporgerückte und mit jener vereinigte Rumpfmetamer, die der Mandibulargliedmasse aber als zweites Rumpfmetamer aufzufassen haben. Der Vergleich der Antennendrüse mit der Kopfniere würde deshalb noch keineswegs hinfällig werden, da ja auch der

[1]) A. Dohrn: Die Pantopoden des Golfes von Neapel etc. Leipzig 1881, pag. 86.

orale Abschnitt der Trochophora neben dem ersten Metamer des Rumpfes in jene Region mit einbezogen gedacht wird. Eine solche Deutung des Naupliuskörpers würde dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen, wie mir scheint, am meisten entsprechen.

Die Verwandtschafts-Beziehungen der Malakostrakengruppen.

Die Frage nach dem Ursprunge der verschiedenen, grossentheils als Ordnungen coordinirten Malakostrakengruppen wurde bislang wohl mit Rücksicht auf die grossen Schwierigkeiten, welche einer befriedigenden Beantwortung derselben entgegenstehen, nur in allgemeinen Umrissen und wenig eingehend behandelt. In der That überzeugt uns eine nähere Ueberlegung bald, wie wenig es auf Grundlage der derzeit vorliegenden Erfahrungen möglich ist, mit Sicherheit den Weg zu bestimmen, auf welchem sich die Stomatopoden, Cumaceen, Schizopoden, Isopoden, Amphipoden, Decapoden als Abzweigungen an dem gemeinsamen, von den Protostraken aus entstandenen und durch mannigfache Beziehungen mit den Phyllopoden verbundenem Stamme der Urmalakostraken gesondert haben. Noch immer scheint mir das, was ich über diese Frage in meiner Arbeit über das Crustaceensystem (pag. 71—74) ausgesprocben habe, dem Stande unseres Wissens angemessen und für jede speciellere Speculation als Ausgang verwendbar zu sein.

Wenn wir die genannten Malakostrakengruppen ihrer näheren und besonderen Verwandtschaft nach ordnen, werden wir dieselben zunächst in zwei Reihen bringen, für welche die Systematik schon längst die Abtheilungen der Arthrostraken oder Edriophthalmen und Thoracostraken oder Podophthalmen aufgestellt hat. Dass die in den Benennungen verwertheten Charaktere der Panzerbildung und Augenform Uebergangszustände und Ausnahmsfälle zulassen, wird selbstverständlich von jedem, welcher die Bedeutung der systematischen Kategorien zu beurtheilen versteht, nicht als Grund herangezogen werden, um den Gegensatz beider Formenreihen überhaupt in Frage zu stellen. In der einen Reihe, die sich in ihren Endgliedern zu der höheren Organisationsstufe erhebt, sehen wir die Schalenduplicatur der Stammgruppe erhalten und zur Bildung eines mit den Brustsegmenten verwachsenen Schalenpanzers umgestaltet, während in der anderen, auf eine geringere Grösse und dem entsprechend einfachere Organisation beschränkten Reihe die Panzerduplicatur geschwunden oder doch nur in geringen Resten erhalten ist,

demnach die Brustsegmente als freie, relativ umfangreiche Ringe hervortreten. Offenbar hat dieser den Bezeichnungen Thoracostraken und Arthrostraken zu Grunde liegende Unterschied für die zahlreichen übrigen Besonderheiten der Organisation die grösste Bedeutung und bedingt auch den am meisten auffallenden Charakter, dem gegenüber der so ziemlich parallel gehende Gegensatz in der Augenform, dem die Namen Podophthalmen und Edriophthalmen entlehnt sind, eine geringere Bedeutung zukommt. Die Stielaugen und Sitzaugen der Malakostraken sind zudem morphologisch gleichwerthige Gebilde, und letztere aus den ersteren in der Weise abzuleiten, dass die stielförmige Verlängerung und später folgende Abgliederung des seitlichen, das Auge einschliessenden Kopftheiles unterblieb, eine Zurückführung, aus welcher die Nothwendigkeit resultirt, für die Urmalakostraken [1]) bereits den Besitz eines beweglichen Augenpaares vorauszusetzen.

Unter den Malakostraken nehmen die Stomatopoden sowohl ihrer äusseren Merkmale, als ihrer inneren Organisation und Entwicklung nach eine so separate Stellung ein, dass man dieselben auf einen frühzeitig getrennten Zweig [2]) zurückzuführen berechtigt ist. Offenbar haben sich in der Stomatopodengruppe einige ursprüngliche Charaktere, wie insbesondere das vielkammerige Rückengefäss, die Verbindung der Schalenduplicatur am Rücken [3])

---

[1]) Vergl. C. Claus: Crustaceensystem, p. 74. Boas gedenkt dieser meiner Zurückführung mit keinem Worte und erörtert die Frage mit Bezug auf Nebalia und Branchipus in einer Weise, dass jeder mit der Literatur nicht näher Vertraute (Boas, l. c. p. 538) die Folgerungen dieses Autors für neu halten muss, zumal dieselben zur Widerlegung der „allgemein verbreiteten Anschauung, dass die Hedriophthalmen eine niedrige, ursprüngliche Stellung unter den Malacostraken einnehmen", verwerthet werden. Ebenso überraschend wie diese den Standpunkt des Autors bezeichnende Fiction der „allgemein verbreiteten Anschauung" ist auch die Widerlegung der letzteren. Hat Herr Boas denn nicht Alles das, was er über die sitzenden Augen und den Mangel der Schildduplicatur vorbringt, auch in meinen Untersuchungen über das Crustaceensystem gefunden, in welchen den Edriophthalmen eine von der ursprünglichen recht entfernte Stellung angewiesen wird, zumal bei der Vorstellung einer früher durchlaufenen Metamorphose mittelst Zoëa-ähnlicher Larvenzustände! Und weiss er nicht, dass sich auch Balfour dieser Ansicht angeschlossen hat, wenn er die Edriophthalmen postzoëale Formen nennt!

[2]) Vergl. C. Claus: Crustaceensystem, l. c. p. 19.

[3]) Wenn Boas als besonders bemerkenswerthen Fund hervorhebt, dass bei Gonodactylus und Squilla eine kurze selbständige Dorsalpartie vorhanden und bei Squilla noch eine sechste Dorsalpartie, welche vor den fünf anderen Platz hat, so beweist er damit, dass er meine Arbeiten über die Squillametamorphose und das Crustaceensystem gar nicht gelesen hat; er hätte sonst doch wissen müssen, dass diese Frage bereits längst dahin erledigt worden, dass bei „den Squilliden die

der vorderen Brustregion erhalten, während eine Reihe von Eigenschaften als eigenthümliche Specialisirungen erst später erworben sein dürften. Zu diesen zähle ich neben den Besonderheiten der Gliedmassenform vornehmlich die Gestaltung des Darmcanales mit seinen zahlreichen Leberanhängen und die Lage der Geschlechtsorgane. Die auffallenden Eigenthümlichkeiten derLarvenentwicklung, in welcher an Stelle der Protozoëa erichthoïde Stadien mit fünf spaltästigen Brustfüssen, mit acht Brustsegmenten und ungegliedertem Abdomen der Zoëa-ähnlichen Pseudozoëa vorausgehen, sind wohl auch theilweise als erworbene zu betrachten, während die unveränderte Reihenfolge in der Sprossung der Gliedmassen sowie die Segmentirung (Abdomen) auf ursprüngliche Verhältnisse zurückweist. Von besonderem Interesse ist die Gestaltung der Leberschläuche am Darm der erichthoiden Larven, indem dieselbe mit der Leberanlage sowohl von Nebalia als der Mysideen im Wesentlichen übereinstimmt und auf die primitive Leberform des Malakostrakenstammes, als jederseits aus einem ventralen und einem, beziehungsweise zwei dorsalen Schläuchen bestehend, zurückschliessen lässt.

Wie an dem von den Protostraken ausgehenden Stamme der Crustaceen die Phyllopoden unter den sich abzweigenden Hauptästen eine mehr centrale Stellung einnehmen und von den ursprünglichen Verhältnissen sich am wenigsten entfernen, so gebührt eine ähnliche Stellung am Hauptast der Malakostraken den Schizopoden, welche die Eigenschaften jener zwar auch nach verschiedenen Richtungen bedeutend verändert, aber doch in dem gesammten Habitus und in der Gestaltung der Extremitäten manches Ursprüngliche bewahrt haben dürften. Jedenfalls waren es spaltfussige, noch mit freier Schale und Stielaugen versehene Malakostrakentypen, von denen sich nicht nur die Podophthalmengruppen, sondern auch die Edriophthalmen, und zwar nach bereits eingetretenem zur Zoëaform führenden Abänderungsprocess der Larvenentwicklung abzweigten. Wir würden diese alten spaltfüssigen Malakostrakentypen von den gegenwärtig lebenden nach verschiedenen Richtungen specialisirten Schizopodengruppen als Urschizopoden zu unterscheiden haben.

In jenem Sinne konnte ich bereits früher [1]) als wahrscheinlich

ganze Region des Kieferfusses vom Rückenschilde getrennt bleibt und das Segment des ersten Kieferfusses unterhalb der Schildplatte in die Innenlamelle derselben übergeht". Claus l. c. p. 53.

[1]) C. Claus, Crustaceensystem l. c. pag. 72.

hinstellen, dass „ähnliche Larven, wie wir sie in der sogenannten Protozoëa der Euphausia sehen, einst auch den Stammeltern der Edriophthalmen zugehört haben“, dass bei diesen mit der weiteren Fortbildung die Brustfüsse, an welchen sich bei den Euphausialarven die Endopoditen viel früher als die Exopoditen ausbilden, ihre Expoditen verloren haben, und „die Panzerbildung auf die Segmente des Kopfes nnd vorderen Maxillarfusses beschränkt wurde, während die sieben nachfolgenden Segmente des Mittelleibes ohne wesentliche Reduction ihres ursprünglichen Umfanges zu der für die Edriophthalmen charakteristischen Gliederung des Thorax führten.“ Mit diesen Anschauungen steht es in vollem Einklange, wenn, ähnlich wie bei den Zoëen, auch bei Tanais die den Fächergliedmassen der Schizopoden entsprechenden Uropoden lange Zeit vor der Sprossung der vorausgehenden Pleopodenpaare hervorwachsen, wenn bei den Asseln das letzte Thoracalfusspaar erst nachträglich im freien Leben gebildet wird, wenn ferner die Scheerenasseln eine rudimentäre Schalenduplicatur mit Athemraum bewahrt haben, nnd bei der Gattung Apseudes sogar die Exopoditen zweier Brustfusspaare als Hilfsorgane zur Regulirung des respiratorischen Wasserstromes erhalten bleiben. Die Abzweigung der Edriophthalmen mochte demnach durch Schizopoden- ähnliche Malakostrakentypen vermittelt worden sein, welche noch ein vielkammeriges, den Thorax und das Abdomen durchsetzendes Herz und relativ umfangreiche, aus der reducirten Schalenduplicatur hervorstehende Brustsegmente besassen. Wir müssen weiter voraussetzen, dass an diesen Stammformen der Edriophthalmen die Tendenz obwaltete, den Hauptast der Brustbeine unter Rückbildung des hinfällig werdenden Exopoditen zu einem Greif-, Kriech- oder Gehfuss umzngestalten, sowie die von den Augen erfüllten Seitenerhebungen des Kopfes rückzubilden. Das Herz derselben konnte nicht wie das der Schizopoden auf den Thorax beschränkt sein, da bei einer Reihe von Descendenten, den Isopoden, das Herz in das Abdomen hineinreicht, beziehnngsweise vornehmlich im Hinterleibe seine Lage findet. Wir haben daher von der Supposition eines sehr langen Herzens auszugehen, welches den Mittelleib und Hinterleib der Edriophthalmen-Ahnen durchsetzte und in den nach den verschiedenen Richtungen zu den Anisopoden, Isopoden und Amphipoden sich entwickelnden Nachkommen den einen oder anderen Abschnitt zur Rückbildung brachte. Eine andere Erklärung wird sich schwerlich finden lassen, da die Annahme, dass ein ursprünglich auf die Brustregion beschränktes Herz zum grossen Theil oder

vollständig in das Abdomen rücken könne, jeder morphologischen Basis entbehrt. Dagegen sprechen für die später eingetretene Reduction eines ursprünglich langgestreckten, Thorax und Abdomen durchsetzenden Rückengefässes die nicht nur nach Lage, sondern auch in ihrem Bau divergirenden Modificationen des Edriophthalmenherzens, an welchen kammerartige Abschnitte ohne Spaltöffnungen vorhanden sein (Amphipoden) und Ostien unsymmetrisch, bald rechts, bald links, obliterirt sein können (Isopoden). Offenbar haben sich die Tanaiden, beziehungsweise Anisopoden wie wir jene nach dem Vorgange der Autoren bezeichnen können, von den noch mit Schalenduplicatur und Spaltfüssen versehenen Edriophthalmen-Ahnen, welche an ihrer hinteren Antenne einen Nebenast und an ihrer vorderen Maxille einen, wenn auch bereits reducirten, nach hinten gerichteten Taster trugen (Nebalia, Tanaiden, Cumaceen, Gnathophausia) in vielen Charakteren am wenigsten entfernt, repräsentiren aber immerhin einen besonderen, den Isopoden zunächst stehenden Zweig und können nicht etwa als Urahnen dieser, beziehungsweise zugleich als Stammeltern der Amphipoden betrachtet oder gar mit diesen letzteren in engerem Verbande vereinigt werden. [1])

Für die Ableitung des Edriophthalmenzweiges von Schizopoden-ähnlichen Vorfahren spricht aber auch die Existenz fossiler Crustaceenreste, die, soweit der unzureichende Zustand der Erhaltung eine Vergleichung gestattet, den Eindruck machen, als repräsentirten sie solche von der Theorie geforderte Verbindungsglieder. Ich sprach mich über diese Frage in einer früheren Arbeit [2]) folgendermassen aus: „In dem paläozoischen Uronectes (Gampsonyx) fimbriatus glaubt man z. B. eine Zwischenform von Podophthalmen und Edriophthalmen vor sich zu haben, da der schizopodenähnliche Habitus durch die Reduction des Schildes und die freie Lage sämmtlicher Segmente des Mittelleibes gestört wird, der letztere Charakter aber die Gliederung der Arthrostraken zur Erscheinung bringt. Ja es scheint sogar, als ob über diese hinaus auch das erste Segment des Mittelleibes (Segment des ersten Kieferfusses) vom Kopfschilde gesondert sei, was umsomehr Beachtung verdient, als ich ja auch für die Schizopoden (Euphausia) und Decapoden (Penaeus, Sergestes) den Nachweis geführt habe, dass im frühen Larvenleben sämmtliche

[1]) Gerstaecker in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Tom. V, 2., p. 188.

[2]) Vergl. C. Claus: Crustaceensystem, p. 103.

Segmente des Mittelleibes vom Schilde unbedeckt frei liegen, und dass dieser auch hier wie die Schale der Entomostraken aus einer Duplicatur der Maxillarregion entstanden ist. Erst allmälig dehnt sich die Duplicatur dieses Segmentes auch in der ontogenetischen Entwicklung von vorne nach hinten über die verkürzten Thoracalsegmente aus, und so kommt es zur Bildung des Kopfbrustpanzers, der bei den Decapoden meist sämmtliche Segmente, zuweilen freilich auch unter Ausschluss des letzten Brustringes, überkleidet."

Hätte Boas diese wie viele andere meiner Ausführungen über das Crustaceensystem nicht völlig ignorirt, sondern zu verstehen und ihrem Inhalte nach zu würdigen versucht, so würde er schwerlich in seinen Betrachtungen über die Verwandtschafts-Beziehungen der Edriophthalmen von der „allgemein verbreiteten Anschauung" haben ausgehen können, „dass die Hedriophthalmen eine niedrige, ursprüngliche Stellung unter den Malacostraken einnehmen", noch weniger aber als Ergebniss seiner Studien die Behauptung aufgestellt haben, dass Mysideen-artige, den primitiveren Gattungen Petalophthalmus und Boreomysis nahe verwandte Formen die Stammeltern derselben gewesen, und dass es „überhaupt nur ganz vereinzelte Momente verbieten, die Isopoden direct von der Mysideengruppe abzuleiten".[1]) Handelt es sich bei den Stammformen um Schizopoden-ähnliche Typen, so wäre damit meinen früheren Ableitungen gegenüber nichts Neues gesagt. Dagegen wird von Boas der Schizopodenbegriff überhaupt aufgehoben und die bestimmte Specialisirung der Mysideen den Lophogastriden und Euphausiden gegenüber als Ausgangspunkt verwerthet.

Dass ein solches Resultat lediglich der Anwendung verkehrter Principien seine Möglichkeit verdankt, konnte für den mit dem Organismus der einschlägigen Crustaceengruppen Vertrauten von vornherein nicht zweifelhaft sein. Da sind es denn zunächst die vom Basalgliede der Brustbeine bei Mysideen und Edriophthalmen entspringenden Brutplatten, auf deren übereinstimmenden Besitz der höchste Werth gelegt wird, und im Anschlusse an dieselben die übereinstimmende Entwicklung der Mysideen und Isopoden, welche zum Beweis der nahen Verwandtschaft dienen soll. Der Umstand, dass das Asellus-Junge, ebenso wie das von Mysis, das Ei als madenförmiger, nach oben gekrümmter Nauplius verlässt, welcher ausser Stande ist, ein selbständiges Dasein zu führen,

[1]) Boas: l. c. p. 545, 547.

und dass dasselbe in beiden Fällen erst dann die Bruthöhle verlässt, wenn die morphologische Gestaltung des Erwachsenen nahezu erreicht ist, gestattet aber nur den Schluss, dass hier wie dort im Zusammenhang mit der Vergrösserung des Dottermaterials und dem Auftreten eines geschützten Brutraumes die ursprüngliche freie Metamorphose secundär in convergenter Vereinfachung zu einer abgekürzten directen Entwicklung zusammengezogen wurde. Die Gemeinsamkeit des ähnlich gestalteten Nauplius beweist thatsächlich für die engere Verwandtschaft der Mysideen und Isopoden nicht das geringste, wie andererseits die Verwendung homologer Elemente zur Bildung des Brutraumes keinen anderen Schluss gestattet, als dass jene Gebilde von den Stammformen beider vererbt sind, dass sie wahrscheinlich ursprünglich eine andere Bedeutung hatten und erst mit der Vereinfachung des Entwicklungsprocesses zu diesem Gebrauche umgestaltet wurden. Ich habe aber bereits zu zeigen versucht, dass es sich um die Epipodialanhänge handelt, welche wir an den Brustbeinen der Malakostraken-Vorfahren anzunehmen haben, und dass somit das Vorhandensein von Brutplatten in beiden Gruppen auf gemeinsame Anlagen weit älteren Ursprungs zurückzuführen ist.

Aber auch die mancherlei Uebereinstimmungen, welche ein näherer Vergleich der Extremitäten, insbesondere der Mundgliedmassen, zwischen Mysideen und Isopoden erkennen lässt, konnten ebensowenig jenen Schluss rechtfertigen, indem dieselben nur auf gemeinsame Züge entfernter Vorfahren zurückweisen oder als convergente Abänderungen zu erklären sind. Wenn wir sehen, dass Eigenthümlichkeiten an Zahn- und Kaufortsätzen der Mysideen-Mandibel bei Isopoden wiederkehren, während die Euphausiden durch die mehr unmittelbare Verbindung von schneidendem Fortsatz- und Mahlfortsatz in der Richtung der Decapoden abweichen, so stehen deshalb die Mysideen wegen der Mandibel noch keineswegs den Asseln näher als den Euphausiden, so wenig wie etwa das nagethierähnliche Gebiss von Phascolomys, Hyrax oder Chiromys die genetische Zusammengehörigkeit mit den Nagethieren, sondern nur eine gleiche convergente Entwicklung des Gebisses in verschiedenen Säugethiertypen beweist. Und Gleiches gilt von den Maxillen beider Paare und dem ersten Kieferfusse, deren Uebereinstimmungen immerhin lehrreich sein mögen, aber in jener Verwerthung nichts beweisen, sich überdies bei näherer Betrachtung (wie z. B. die zweite Maxille) als recht entfernte Aehnlichkeiten herausstellen.

Digitized by Google

Bei einer so unglücklichen Beurtheilung, welche das Verhältniss zwischen den Mysideen und Isopoden, wie überhanpt den Edriophthalmen, durch Boas erfährt, kann es kaum überraschen, wenn derselbe Antor die Verwandtschaft der Schizopoden zu den Decapoden gegenüber der herrschenden Vorstellung als „eine recht entfernte“ bestimmt und nnr eine oberflächliche Aehnlichkeit mit den anderen Decapoden anerkennt. Wenn aber auch nicht die lebenden Schizopodengruppen und am wenigsten die Mysideen direct als Decapoden-Ahnen betrachtet werden können, auch von keinem Autor in diesem Sinne anfgefasst worden sind, so sind doch gewiss die Thatsachen der Garneelmetamorphose für die unmittelbare Beziehnng zu dem Schizopodentypus entscheidend, wie denn auch die nähere Vergleichung[1] der Organisation, z. B. von Herz- und Gefässsystem, die nahe genetische Verwandtschaft in einer Weise erhärtet hat, dass die speciellen Gestaltungsverhältnisse etwa der Kiefer und Kieferfüsse, welche zndem bei den Mysideen, Lophogastriden und Euphausiden bedeutend abweichen, nicht in Frage kommen. Anch die Mysisstadien der verschiedenen Garneelfamilien bieten in dieser Beziehung untereinander und vom ausgebildeten Zustand manche, wenn anch minder weitgehende Abweichnngen. Offenbar kann bei unbefangener Vergleichnng der bekannten Form- nnd Organisationsverhältnisse der Decapoden mit denen der Schizopoden gar nicht in Frage kommen, dass jene von einem mehr indifferenten Schizopodentypus abzuleiten sind, dessen Descendenten einerseits unter allmäliger Vereinigung der freien[2] Thoracalsegmente mit der Schalendnplicatur garneelartige Decapoden vorbereiteten, andererseits zu den specialisirten Schizopodengruppen der Euphansiden, Lophogastriden und Mysideen hinführten, welche nach verschiedenen

---

[1]) C. Claus: Znr Kenntniss der Kreislanfsorgane der Schizopoden nnd Decapoden. Arbeiten des zool. Institntee, Wien, Tom. V, 1884.

[2]) Dass auch hei den Mysideen, ähnlich wie hei den Tiefsee-Schizopoden, welch' letztere nach Willemoes-Snhm dnrch einen freien Schild und dnrch fünf mit dem Schilde nicht verwacheene Thoracalsegmente ausgezeichnet sind, der Schild nnr mit den vorderen Brustringen verwacbeen ist, hahe ich früher bereits (Crustaceensystem, p. 53 nnd 104) gezeigt. „Anch in der Gattung Siriella hleiben sechs Segmente danernd gesondert und bei allen Mysideen ist ein in grösserem oder geringerem Umfange freies Rückenechild erhalten.“ Boas (p. 546) glanbt indess erst dnrch seine vermeintlich nene Beohachtnng von freien Brustsegmenten bei Mysie die Anechanung von Willemoes-Suhm hinfällig gemacht zn hahen, nach welcher nur die Tiefseeformen einen freien Schild beeässen.

Richtungen hin unter Bewahrung ursprünglicher Charaktere auseinanderwichen.

Die Euphausiden bewahrten die primitiveren Zustände der postembryonalen Entwicklung und ein mehr indifferentes Verhalten der Brustgliedmassen nebst Kiemenanhängen, während sie in der Gestaltung von Herz, Gefässsystem und Leber mit den Vorfahren der Garneelen übereinstimmend abänderten. Mit Rücksicht auf die grössere Verwandtschaft der Organisation, die auch in der modificirten Euphausiden-Zoëa zum Ausdrucke kommt, steht diese Schizopodengruppe den Decapoden am nächsten.

Die Lophogastriden[1]) (unter Einschluss der etwas abseits stehenden Gattung Chalaraspis) bewahrten die Kiemenanhänge an den Brustbeinen, welche sich im Allgemeinen ähnlich wie die der Mysideen specialisirten. Die Epipodialanhänge gestalteten sich im weiblichen Geschlechte als Brutblätter zur Bildung eines Brutraumes, und die Metamorphose wurde zu einer abgekürzten directen Entwicklung.

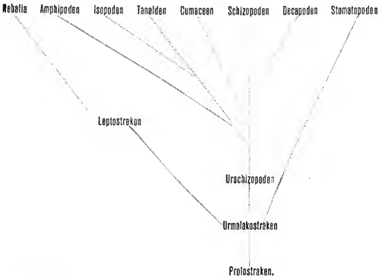
Die Mysideen verloren die Kiemenanhänge der Brustbeine, während die Epipodialanhänge im weiblichen Geschlechte dieselbe Verwendung zur Bildung eines Brutraumes fanden, und die Entwicklung in gleicher Weise zu einer abgekürzten directen sich umgestaltete. Die Organisation blieb im Allgemeinen der ursprünglichen genähert, das auf den Thorax beschränkte Rückengefäss behielt eine langgestreckte Form, vereinfachte sich aber durch den Verlust von Spaltöffnungen, von denen nur zwei Paare verblieben. Die Leber erfuhr nur geringe, nach den Gattungen jedoch etwas verschiedene Abänderungen von der primären Form, indem sich das vordere und die beiden hinteren Paare (ein ventrales und

[1]) Leider ist über die inneren Organe nichts Näheres bekannt. Es wäre interessant zu erfahren, ob Leber, Herz und Gefässsystem Euphausiden ähnlich oder mehr mit den Mysideen übereinstimmend sich verhalten, denen sie im besonderen Bau der Kiefer und Beine viel näher stehen. Man charakterisirt gewöhnlich die Leber der Mysideen nach dem Vorgange von G. O. Sars durch den Besitz von zehn kurzen Schläuchen; indessen ist diese Angabe lediglich auf die Untersuchung der Gattung Mysis gegründet. Nach meinen Beobachtungen kommen jedoch nicht unbedeutende und für die einzelnen Gattungen charakteristische Verschiedenheiten vor. Siriella besitzt z. B. nur 3 Paare von Schläuchen, ein kurzes vorderes und zwei lange hintere, zeigt somit ein recht primitives Verhalten, das übrigens bei manchen Garneelzoëen wiederkehrt und erst im Laufe der Entwicklung durch Bildung secundärer Ausstülpungen weitere Complicationen gewinnt. So lässt sich für die Leber der Makruren der gleiche Ausgangspunkt nachweisen, auf den sich auch die Leberlappen der Krabbenzoëen zurückführen lassen. (Vergl. C. Claus: Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden l. c. Fig. 1, 30, 49, 59.)

Digitized by Google

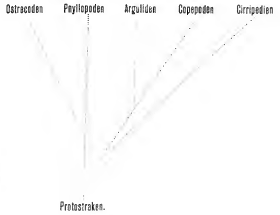
dorsales) von Schläuchen erhielten und nur ein oder zwei Paare von secundären Ausstülpungen entwickelten.

Ueber die Cumaceen oder Diastyliden, deren Verwandtschaft mit den Mysideen schon lange Zeit von verschiedenen Autoren betont wurde, hatte ich mich bereits früher dahin ausgesprochen, dass sie, „obwohl der Stielaugen entbehrend, in Bau und Gestaltung den Schizopoden sehr nahe stehen, durch die Combinationen ihrer Charaktere aber diese mit den Isopoden [1]) und den Edriophthalmen überhaupt in noch nähere Beziehung bringen". Die nähere Vergleichung der äusseren Körpergestalt, Mundwerkzeuge und Gliedmassen, sowie die innere Organisation und die Entwicklung konnte diese Auffassung nur bestätigen. Mit Rücksicht auf einige mit den Isopoden gemeinsame Charaktere werden wir annehmen dürfen, dass sie sich bald nach Abzweigung des Edriophthalmenstammes von den Urschizopoden gesondert haben, noch bevor sich Descendenten derselben zu garneelähnlichen Formen umgestalteten. Wir würden nach der vorausgeschickten Darlegung die genealogische Verwandtschaft der Malakostrakengruppen etwa durch das folgende Schema zum Ausdrucke bringen können:



[1]) Vergl. C. Claus: Crustaceensystem, p. 73.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Entomostrakengruppen, welche in meinen Untersuchungen über das Crustaceensystem eingehend besprochen wurden, dürften in folgendem Schema ihren Ausdruck finden:



Corrigenda.

Pag. 27, letzte Zeile setze statt (Fig. 20): (Fig. 21).
„ 32, 14. Zeile von oben statt „jüngerer" „älterer" Larven.
„ 49. In der Kiemenformel von Sicyonia ist für das VIII. Segment unrichtiger Weise ein Epipodit angegeben.
„ 60. In der Kiemenformel von Thalaesina ist für das XIII. Segment unrichtiger Weise ein Epipodit angegeben.
„ 62. In der Kiemenformel von Callianaesa muss es heissen statt 11 + Ep + r: 11 + 2 Ep + r.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Fig. 1. Zweite Antenne der Protozoëa von Enphansia.

Fig. 2. Erstes Maxillenpaar von Apus cancriformis mit den Paragnathen-ähnlichen, median vereinigten Vorderlappen (L'). MxL Maxillarlade.

Fig. 3. Zweite Maxille desselben mit dem cylindriechen Anhang, an dessen Ende die Schalendrüse anemündet. Oe Oeffnnng dee Drüsenganges, L Lade.

Fig. 4. Das vordere Maxillenpaar von Enphansia mit den die Paragnathen hildenden Basalladen (Pg) von der innern, dem Leibe zugewendeten Seite dargestellt. L nntere Lade, Se obere Lade, P Palpus, Exop Exopodit. Die eine Hälfte bei oberflächlicher, die anders Hälfte bei tiefer Einetellung.

Fig. 5. Die Maxille isolirt, a von der inneren, h von der änsseren (vom Körper abgewondeten) Seite dargestellt. L nntere, Ls ohere Lade.

Fig. 6. Die Maxille des zweiten Paares von Enphausia.

Fig. 7. Die zweite Maxille von Siriella, von der äueseren Seite dargestellt. Li innere (nntere) Lade.

Fig. 8. Dieselbe von Myeie bahirensie. Ls die oberen Laden.

Fig. 9. Dieselbe von der inneren, dem Körper zngewendetsn Seite dargestellt. Die oberen Laden theilweise verdeckt. Der Exopodit frei.

Fig. 10. Maxille des zweiten Paares von Squilla Desmarestii, am Anssenrand secnndär gelappt. Li innere (untere) Lade.

Taf. II.

Fig. 11. Vordere Maxille einer Penaeidenlarve (Acetes ?). Ri Endopodit, Re Exopodit.

Fig. 12. Maxille des zweiten Paaree derselben Larvs.

Fig. 13. Vorderer Maxillarfuse dereelben (erster Brustfuss).

Fig. 14. Maxillarfuse des zweiten Paares (zweiter Brustfuss).

Fig. 15. Vorderer Maxillarfues der Enphansialarve (Protozoëastadinm).

Fig. 16. Zweiter Maxillarfuse der Squillalarve. a erstes, b zweites Stammglied.

Fig. 17. Eine der drei nachfolgenden Brustbeine dieeer Larve.

Fig. 18. Pleopod derselben.

Fig. 19. Spaltäetiger Brustfuss einer ältern Sqnillalarve.

Fig. 20. Pleopod derselbsn.

Fig. 21. Vorderer Spaltfuss (erster Kieferfuss) von Acanthocaris im Metazoëaetadinm. L Ladenforteatz am Basalglied a, b Stammglisd, Ep Epipodialanhang.

Fig. 22. Zweiter Spaltfuss desselben (zweiter Kieferfuss).

Fig. 23. Die Gliedmassen dieser Larve mit den Kiemenanlagen, von denen eich drei Br' nicht weiter entwickeln nnd im Megalopastadinm hinwegfallen dürften. Vergl. Fig. 53.

Taf. III.

Fig. 24. Rechteseitige Kiemenanlagen einer Larve von Penaeus im Mysisstadium. a b c hezeichnen die Kiemen der distalen, mittleren nnd proximalen Reihe, die diesen Buchstaben voransgesetzten Zahlen die Brustsegmente, denen die Kiemen

zngehören. L M ventraler Längsmnskel der rechten Seite, P^{I} P^{V} die Stammglieder der fünf Beinpaare, Mxf^{I}—Mxf^{III} die der Maxillarfüsse.

Fig. 25. Linksseitige Kiemenanlage einer älteren Penaenslarve, unter schwacher Vergrösserung dargestellt. Es ist noch eine viertemit C' bezeichnete Knospenreihe hinzngekommen, die Anlagen von Hoxley's Plenrobraochien. Bnchstabenbezeichnnng wie in Fig. 24.

Fig. 26. Die distalen Kiemenknospen an dem mittleren nnd hioteren Kieferfusse, sowie die beiden letzten Brustsegmente der Kiemen einer älteren Larve. (1) Coxalglied, (2) Stammglied der siebenten Brustgliedmasse a werden die Epipoditen mit den Podobranchien Pb. Pb Podobranchien-Anlagen an den Epipoditen, welch' letztere den Knospen a entsprochen.

Fig. 27. Vorderer Kieferfnss derselben Larve isolirt. (1) nnd (2) die beiden Grundglieder des Stammes, Coxalglied nod Stammglied. Ri Innerer Ast (Endopodit), Re Aensserer Ast (Exopodit), Ep Epipodit, c Kiemenechlanch.

Fig. 28. Kiemenapparat eioes mittelgrossen Penaens semisnlcatns unter mässiger Lnpenvergrösserung. Mx"Exp Exopodit, schwingende Platte der zweiten Maxille, Ep Epipodit, Exp Exopodit, die übrigen Buchstaben wie früher.

Fig. 29. Kiemenapporat von Stenopns spinosns nnter mässiger Lupenvergrösserung.

Fig. 30. Kiemen von Sicyonia ecnlpta mässig vergrössert.

Fig. 31. Kiemen von Sergestee, stark vergröesert.

Taf. IV.

Fig. 32. Kiemenapparat einer Homarnslarve, stark vergrössert.

Fig. 33. Derselbe voo Palaemon ornatns nnter mässiger Lnpenvergrösserung. Die Arthrobranchie 3b bedeckt die kleine Pleurobranchie dieses Segmentee.

Fig. 34. Kiemen von Lysmata seticanda mit den fünf als Gortstangen fungirenden Epipoditen.

Fig. 35. Kiemenapparat von Atya scabra.

Fig. 36. Kiemen von Pasiphaea sivado. Die drei Kiemenfüsse, an deoen keine Kiemen anfsitzen, eind nicht dargestellt.

Fig. 37. Kiemen von Pandalns narwal.

Fig. 38. Kiemen von Rhynchocinetes typicns.

Taf. V.

Fig. 39. Kiemen von Thalaseina (spec.?) schwach vergröesert. Die Epipoditen des zweiten bis fünften Brustsegmentes trngen Podobranchien, die beiden nachfolgenden entbehren derselben.

Fig. 40. Hintere Arthrobranchie des eiebenten Segmentes. a das Endstück derselben von der dem Körper zngewendeten Seite dargestellt, b dieselbe von der äosseren abgewendeten Seite dargestellt, stärker vergrössert.

Fig. 41. Kiemen von Callianassa (snbterranea) nnter mässiger Lupenvergrösserung.

Fig. 42. Callianassalarve im Mysisstadinm vor dem Uebergang in die postlarvale Form. L Leber, S D_{t} Schalendrüse, 1. Ep. Epipodit des ersten Maxillarfnssee. Am Abdomen finden sich drei Pleopodenpaare von Segment 3 bis 5.

Fig. 43. Kiemen von Calocaris (Macandreae). Die Epipoditen der zweiten bis eechsten Brostgliedmasse tragen Podobranchien. Mässige Lnpenvergrösserung.

Fig. 44. Kiemen von Calliaxis (adriatica). Basis der Epipoditen sehr lang gestreckt. Mässige Lnpenvergröeseruug.

Fig. 45. Kiemen und Extremitäten der Kopfbrustregion einer älteren Calliaxislarve im vorgeschrittenen Mysisstadium, wahrscheinlich unmittelbar vor dem Uebergang in die postlarvale Form, unter etwa 90facher Vergrösserung. Das jüngere Zoëastadium dieser Larve ist beschrieben und abgebildet im V. Bande der Arbeiten, pag. 3?2, Taf. XXVIII, Fig. 48—50.

Taf. VI.

Fig. 46. Kiemen von Galathea (squamifera). Es sind sechs Epipoditen vorhanden. Vor den vier Pleurobranchien 5 c'—8 c' sind die drei vorderen wenig umfangreich.

Fig. 47. Dritter Maxillarfuss mit Epipodit und zwei Arthrobranchien.

Fig. 48. Kiemen und Epipodit eines Gehfusses.

Fig. 49. Metazoëastadium von Galathea mit den Kiemenanlagen der Brustgliedmassen.

Fig. 50. Metazoëastadium von Pagurus.

Fig. 51. Kiemen von Birgus (latro).

Fig. 52. Dieselben von Albunea (symnista).

Taf. VII.

Fig. 53. Acanthocaris im Metazoëastadium, eine wahrscheinlich auf Ranina zu beziehende Krabbenlarve (Bengalen), von der Bauchseite aus dargestellt (näher beschrieben in Claus, Crustaceensystem, pag. 60, Taf. IX, Fig. 11—13). Vergl. Taf. II der vorliegenden Arbeit, Fig. 21—23.

Fig. 54. Kiemen von Homola. Der Epipodit des ersten Kieferfusses etwas dislocirt, so dass die Epipodialkieme des nachfolgenden Epipoditen zu Tage tritt. Die Zahlen 1, 2, 3 bezeichnen die Segmente der Gehfüsse.

Fig. 55. Kiemen von Dromia nach Entfernung des vorderen Kieferfusses und dessen Epipoditen. Die Segmente der beiden nachfolgenden Kieferfüsse nach vorne gezogen.

Fig. 55'. Erster Epipodit derselben Larve.

Fig. 55". Dritter Epipodit derselben.

Fig. 56. Kiemen einer Krabben-Metazoëa.

Fig. 57. Kiemen von Portunus (depurator). Der Epipodit des ersten Kieferfusses etwas vorgezogen und zur Seite gelegt.

Fig. 58. Dieselben von Grapsus (varius) mit natürlicher Lage des vorderen Epipoditen.

Fig. 59. Zweiter Kieferfuss dieser Krabbe mit Epipodit, Epipodialkieme (2 a) und Arthrobranchie (2 b).

Fig. 60. Kiemen von Dorippe (lanata) nach Entfernung des ersten Maxillarfusses und dessen Epipoditen. Dritter Epipodit etwas vorgezogen.

Fig. 61. Kiemen von Ocypoda (arcuata) nach Entfernung des ersten Maxillarfusses und dessen Epipoditen.

Fig. 62. Der Epipodit des dritten Maxillarfusses.

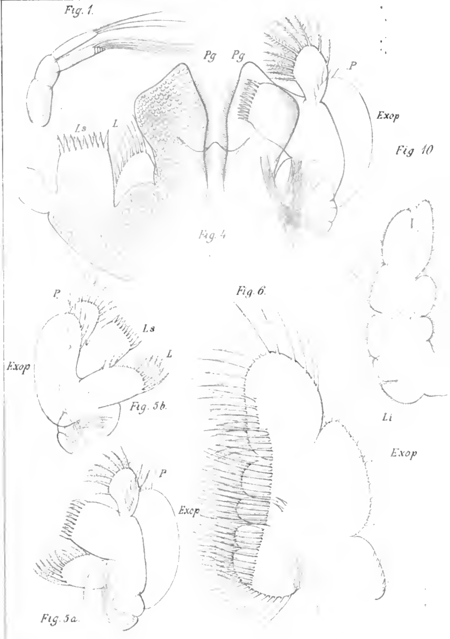
Fig. 63. Kiemen von Ilia (nucleus).

Fig. 64. Kiemen von Pinnotheres (pisum). Der Epipodit des dritten Kieferfusses isolirt.

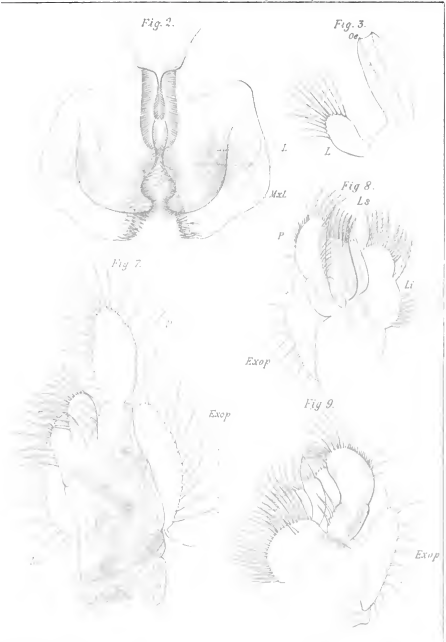
Fig. 65. Erster Kieferfuss und dessen Epipodit von Ranina.

Fig. 66. Zweiter Kieferfuss mit Epipodit und Kiemen (Epipodialkieme und Arthrobranchie) derselben Form.

Digitized by Google

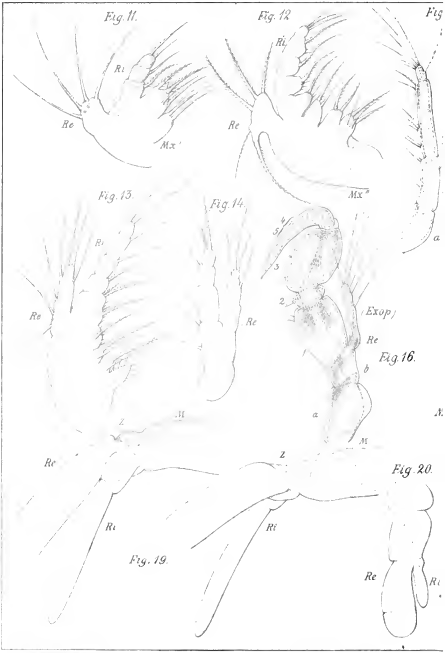


Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u. U

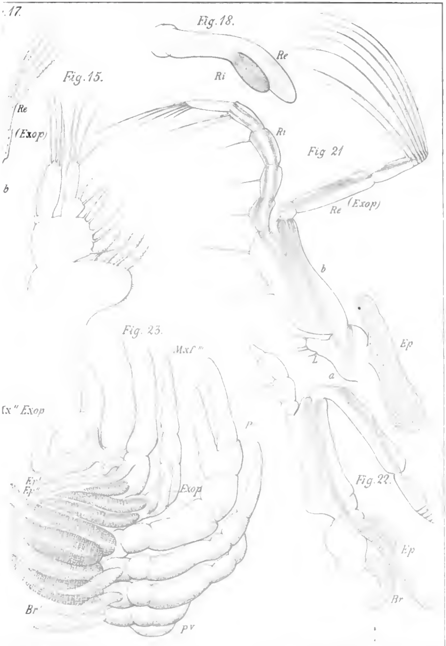


niversitats-Buchhandlung in Wien.

Google



Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u



Universitats-Buchhandlung in Wien.

Digitized by Google

Fig. 26.

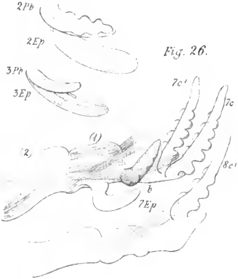


Fig. 30.

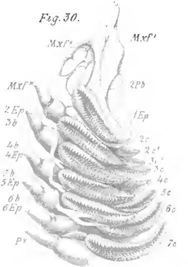


Fig. 27.

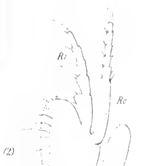
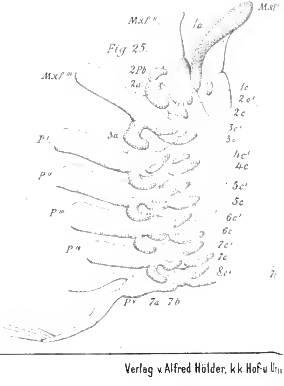


Fig 25.



Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u Univ

Digitized by Google

Fig. 31.

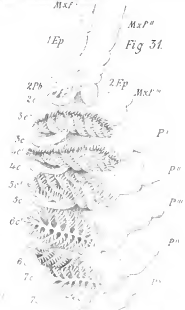


Fig. 28.

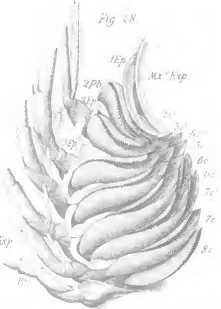


Fig. 24.

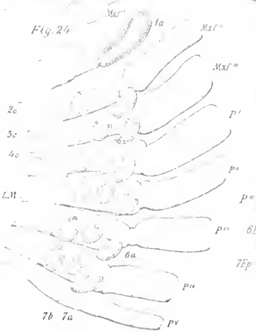
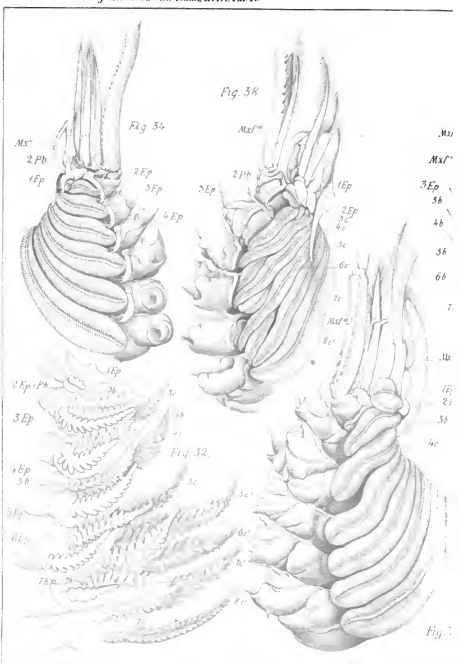


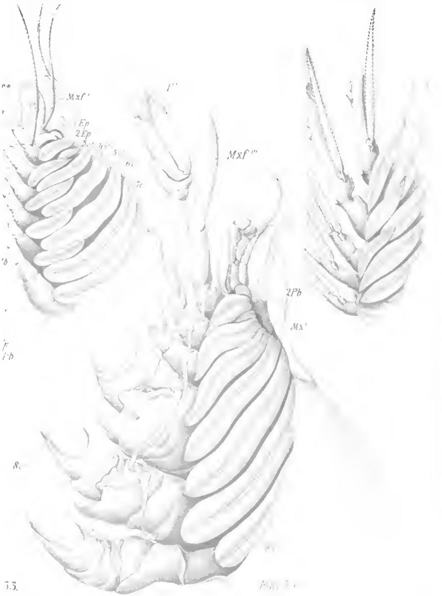
Fig. 29.





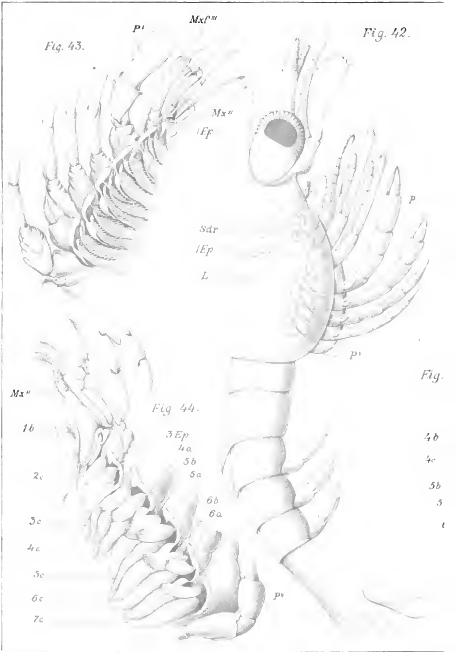
Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u. Un

Fig. 37. Fig. 36.

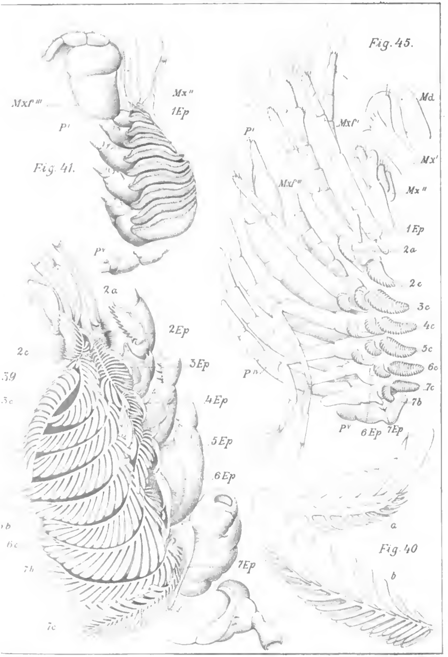


niversitats Buchhandlung in Wien.

Digitized by Google



Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u



Universitäts-Buchhandlung in Wien.
Lith Anst v. Ch. Reißer & M. Werthner, Wien

Digitized by Google

Digitized by Google

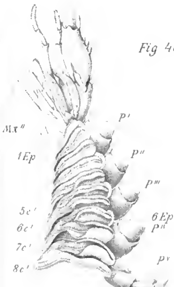


Fig 46.



Fig. 50.

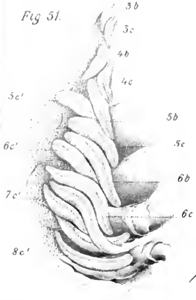


Fig 51.

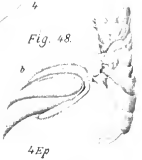
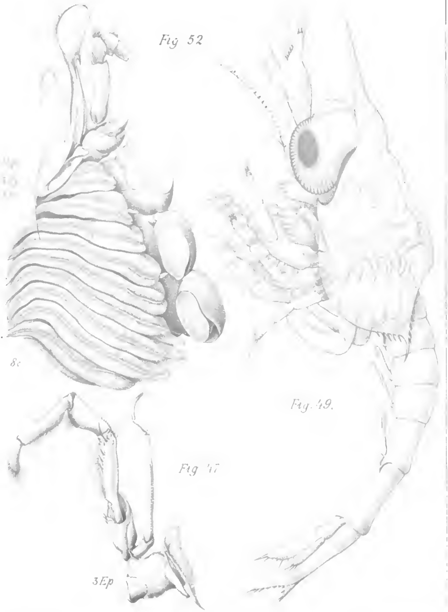
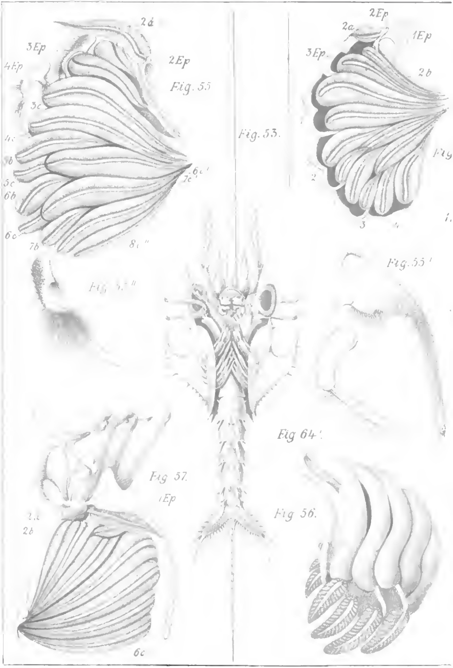


Fig. 48.

Digitized by Google

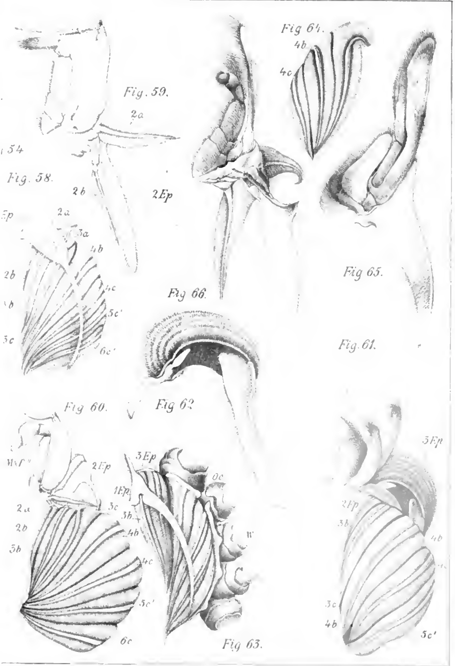

Fig 52
Fig. 49.
Fig 47
8c
3Ep

Digitized by Google



Verlag v. Alfred Hölder, k.k. Hof-u. U

Digitized by Google



Digitized by Google

3 2044 107 164 709

Digitized by Google